

УДК 595.741 (5)

**ОБЗОР И АНАЛИЗ ГЕНЕЗИСА ФАУНЫ МУРАВЬИНЫХ ЛЬВОВ  
(NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE) МАДАГАСКАРА ПО  
МАТЕРИАЛАМ КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ**

© 2021 г. В. А. Кривохатский

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия  
e-mail: krivokhatsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.

После доработки 25.11.2020 г.

Принята к публикации 25.11.2020 г.

На основе коллекции Зоологического института РАН (17 видов) и литературных данных рассмотрены особенности фауны муравьиных львов о. Мадагаскар и анализируются пути ее происхождения.

Незначительная самая древняя часть современной фауны острова унаследована, по-видимому, от гондванской фауны и характеризует Мадагаскар как ее меловой рефугиум. Другие виды или их предки преодолевали водные преграды по воздуху или по воде, этот способ заселения острова с муссонами и цунами продолжается и в настоящее время.

Большинство известных с острова видов из родов *Centroclisis* Navás, 1909, *Cymothales* Gerstaecker, 1894, *Neuroleon* Navás, 1909, *Creoleon* Tillyard, 1918, *Myrmeleon* Linnaeus, 1767 и *Cueta* Navás, 1911 – общие с африканским континентом, преимущественно с Восточной Африкой. Неоднократное древнее и современное проникновение африканских видов на остров порой приводило к изоляции таксонов с последующим видообразованием. Прослеживается проникновение на Мадагаскар единого предка из видовой группы *Palpares insularis-tristis* из Африки в четвертичном периоде с дальнейшим образованием эндемичных видов *Palpares insularis* McLachlan, 1894 и *P. amitinus* Kolbe, 1906. Похожим образом возникли, видимо, и другие эндемичные виды рода *Palpares* Rambur, 1842 и представители видовой группы *Centroclisis maillardi* (Sélys-Longchamps, 1862), включающей виды, отделившиеся от панафриканского *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842). К современным субэндемикам острова относится и близкий к *Neuroleon* монотипический род *Neguitus* Navás, 1912 с автохтонным видом *Neguitus calcaratus* Navás, 1912, возникшим, вероятно, в олигоцене–голоцене на острове и позже проникшим со штормами на континент.

Гигантизм самых крупных представителей эндемичной фауны, *Macroleon validus* (McLachlan, 1894), *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b и *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906) (в составе эндемичного подрода *Palpagretus* subgen. n.) с более древним, меловым–палеоценовым гондванским происхождением, рассматривается как их плезиоморфная черта. Предполагаются также гондванское происхождение монотипической трибы Voltorini Stange, 1976 и отделение эндемич-

ного монотипического рода *Lybekius* Navás, 1934 от корней трибы Pseudoformicaleontini Hölzel, 1987 в Восточной Гондване.

Ориентальные связи мадагаскарских эндемиков менее выражены, однако происхождение эндемичных родов *Madagascarleon* Fraser, 1951 и *Doblina* Navás, 1927, вероятно, связано с распадом блоков Восточная Гондвана и Индигаскар в мелу. Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955) и индонезийский *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888) предположительно произошли от ориентального предка многих видов в Восточной Гондване до отделения от нее Индигаскара. Эндемичный *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) также имеет австрало-ориентальные связи.

Для *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906) установлен подрод *Palpagretus* **subgen. n.** Установлена новая синонимия: *Syngenes maritimus* (Needham, 1913) = *S. dolichocercus* Navás, 1914, **syn. n.** У *Syngenes maritimus* выделены две морфы: *Syngenes maritimus* morpha *typica* с меланизированными пятнами на анастомозах *CuA* передних крыльев и *S. maritimus* morpha *dolichocercus* Navás без таких пятен. Образованы новые комбинации *Centroclisis rixosa* (Navás, 1912), **comb. n.** (ex *Sogra*) и *Macroleon madagascariensis* (Weele, 1908), **comb. n.** (ex *Formicaleo*).

*Ключевые слова:* зоогеография, коллекции, Мадагаскар, муравьиные львы, новые комбинации, новый синоним, фаунистика.

**DOI:** 10.31857/S036714452101081

Мадагаскар с давних пор был центром притяжения натуралистов и сборщиков экзотических коллекций. Определением поступающих с этого острова муравьиных львов (сем. Mymecleontidae) занимались такие известные ученые, как Г. Кольбе (Kolbe, 1906), Г. ван дер Виль (Weele, 1907b), Л. Навас (Navás, 1909, 1934, 1935, 1936), Ф. Клапалек (Klapálek, 1913), Ф. Фрэйзер (Fraser, 1951a), Ж. Обер (Auber, 1955, 1957), Э. Хандшин (Handschin, 1963), Н. Пенни (Penny, 2004), а также Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011). Наибольшее число видов муравьиных львов для Мадагаскара отметили Ф. Клапалек (Klapálek, 1913) и Н. Пенни (Penny, 2004). Данные о разрозненных экземплярах из сборов XIX в. и результаты специальных сборов российских энтомологов в последние десятилетия до сих пор не были опубликованы. Предлагаемый аннотированный список закрывает этот пробел. В нем содержатся авторские определения и данные этикеток 17 видов муравьиных львов из основной сухой смонтированной коллекции Зоологического института РАН, С.-Петербург (ЗИН). Помимо сборов российских энтомологов в коллекции есть экземпляры, полученные в результате обмена.

На основе коллекционных данных и литературных сведений в статье сделана первая попытка реконструкции происхождения фауны Mymecleontidae Мадагаскара – отдельной провинции Афротропического зоогеографического царства.

В небольшом обзоре муравьиных львов в монографии по естественной истории Мадагаскара Норман Пенни (Penny, 2004) особо выделяет два вида, *Palparellus voeltzkowi* с размахом крыльев 160 мм (крупнейший среди Palparinae) и *Macroleon validus* (120 мм) – один из самых больших среди Mymecleontinae). Если рассматривать крупные размеры этих видов как унаследованный палеогеновый гигантизм мирмелеонтоидов, который ранее оставался без внимания, то местообитания обоих видов на Мадагаскаре следует признать климатическими рефугиумами Восточной Гондваны возрастом около 130–135 млн лет.

При таксономическом рассмотрении других, как крупных, так и более мелких видов оказывается, что часть из них также сохранилась на острове со времени отделения Мадагаскара от Восточной Гондваны и впоследствии от Индигаскара, но значительная часть фауны получила неогеновое и современное пополнение через проливы и океаны, преимущественно из Африки. Изучению этих процессов посвящено настоящее исследование.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили коллекция ЗИН, а также коллекции Музея естественной истории Калифорнийской академии наук в Сан-Франциско (CAS), куратором которой в 2002 г. был Норман Пенни (Normann Penny, San Francisco, U. S. A.), и Музея Верхней Силезии в Бытоме, Польша (USMB), где в 2005 г. куратором был Роланд Добош (Roland Dobosz, Upper Silesian Museum, Bytom, Poland). Результаты моих определений материала польской коллекции через несколько лет частично были опубликованы в большом обзоре (Ábrahám, Dobosz, 2011).

Сборы с Мадагаскара в коллекции ЗИН влиты в общую коллекцию Мугмеleontidae в систематическом порядке по классификации, принятой автором (Кривохатский, 1998, 2011). Мадагаскар рассматривается здесь в составе Мадагаскарской области Афротропического царства (Кривохатский, 1998) гондванского генезиса, а датировки распада Гондваны, процессов отделения острова от тектонических плит и смены климатов взяты преимущественно из обзоров С. Маклафлина (McLoughlin, 2001), К. Скотиза (Scotese, 2006) и А. Буко с соавт. (Boucot et al., 2013).

#### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СПИСОК И ОБЗОР ФАУНЫ

В таксономическом списке с подробным цитированием публикаций представлены виды из коллекции ЗИН.

#### Сем. MYRMELEONTIDAE Latreille, 1802

##### Подсем. PALPARINAE Banks, 1911

Компактное (около 140 видов, число родов окончательно не определено) подсемейство крупных муравьиных львов с примитивным жилкованием крыльев и уникальным «пальпаринным» типом гениталий самцов, распространенное в Афротропическом и Ориентальном царствах и в жарких районах Палеарктики.

##### Род CRAMBOMORPHUS McLachlan, 1867

Типовой вид: *Palpares haematogaster* Gerstaecker, 1863.

Л. Стэнге (Stange, 2004 : 38) включил в этот род также *Stenares madagascariensis* Weele, 1907b, описанный с Мадагаскара в той же работе, где и *C. grandidieri* (Weele, 1907b : 250), что было принято в ревизии М. Манселла (Mansell, 2018a). Мне этот мадагаскарский эндемик в натуре не известен.

##### 1. *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907.

– *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b : 252; Klapálek, 1913 : 380; Navás, 1935 : 45; Whittington, 2002 : 381; Stange, 2004 : 38; Mansell, 2018a : 492; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 110.

– *Stenares (Crambomorphus) grandidieri* (Weele): Banks, 1913b : 189.

– *Stenares grandidieri* (Weele): Penny, 2004 : 666.

Материал. **Madagascar**. 1 ♂, Mapinga, [18]53 (A. Lamaitre). Экземпляр получен в обмен от Мартина Мейнандера (Prof. M. Meinander [1940–2004], Finnish Natural History Museum, Helsinki) в 1997 г.

Распространение. Мадагаскар.

#### Род **PALPARELLUS** Navás, 1912

Типовой вид: *Palpares spectrum* Rambur, 1842.

Мадагаскарский *Palparellus voeltzkowi* – такой же крупный и длиннокрылый, как и типовой вид рода *Negretus* Navás, 1912, к которому он был отнесен описавшим этот род Л. Навасом, ангольский *N. ertli* Navás, 1912. Я принимаю доводы М. Манселла (Mansell, 1996) в пользу включения *Palpares voeltzkowi* в состав рода *Palparellus*, но устанавливаю для него в этом роде новый подрод.

#### Подрод **Palpagretus** Krivokhatsky, subgen. n.

Типовой вид: *Palpares voeltzkowi* Kolbe, 1906.

Новый подрод отличается от номинативного крупными размерами тела имаго, синим металлическим блеском крыльев и разделенными парными параметрами в гениталиях самца, не сросшимися с гонаркусом. Последний признак я считаю переходным от плезиоморфного мирмелеонтинного типа гениталий самца с парными чечевицеобразными параметрами и дуговидным гонаркусом к пальпаринному типу с бобовидными сросшимися параметрами, растающими в вершину конуса гонаркуса. Таким образом, подрод *Palpagretus* оказывается в вершине филетической ветви Palparinae Banks, 1911, отходящей от основного ствола Myrmeleontinae Latreille, 1802 возле ответвлений Pseudimarinae Markl, 1954 и Echthromyrmicinae Markl, 1954, которые характеризуются мирмелеонтиным типом строения гениталий самца (Кривохатский, 1998).

Подрод включает только типовой вид.

#### 2. **Palparellus (Palpagretus subgen. n.) voeltzkowi** (Kolbe, 1906).

– *Palpares voeltzkowi* Kolbe, 1906 : 139; Weele, 1907b : 255; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Klapálek, 1913 : 381; Fraser, 1951a : 349; Whittington, 2002 : 385.

– *Negretus voeltzkowi* (Kolbe): Navás, 1912a: 57; Handschin, 1963 : 224.

– *Palpares Woeltzkowi* Kolbe (sic!): Navás, 1925a : 181.

– *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe): Mansell, 1996 : 261; Stange, 2004 : 47; Penny 2004 : 666; Abrahám, Dobosz, 2011 : 111.

Материал. 1 ♂, 1 ♀, топотипы *Palpares voeltzkowi* (Kolbe): ♀, «Madagascar mer., 1899, Sikora»; ♂ без этикетки. **Madagascar. Toliara (= Tuléar) Prov.**: 1 ♀, Beza Mahafaly Reserve, Parcelle I near research station, 23°41.19' S, 44°35.46' E, Malaise trap in dry deciduous forest, elev. 165 m, MA-02-14A-07, 18–25 December 2001, R. Harin'Hala; «CASENT, 3007537, California Acad. of Sciences coll.»; «*Palpares voeltzkowi* det. Penny. 03».

Распространение. Мадагаскар, о. Европа.

Таксономические замечания. Пара экземпляров, собранных одновременно с голотипом (в описании упомянута одна самка, названная типом, но у един-

ственного типового экземпляра нет соответствующей музейной этикетки) этого самого крупного в коллекции ЗИН вида (длина переднего крыла самки составляет 80 мм), была получена в обмен от самого Г. Колбе и бережно хранилась О. М. и А. В. Мартыновыми. При переводе Палеонтологического института из Ленинграда в Москву в 1935 г. экземпляры были разделены: самка осталась в коллекции ЗИН, которую продолжала курировать Ольга Михайловна, а самец был перевезен Андреем Васильевичем Мартыновым в Москву. Только в начале XXI в. самца, уже без этикеток (возможно, этикеток у самца не было изначально), удалось отыскать в запасниках Зоологического музея Московского государственного университета и объединить с самкой. Единственную самку из современных сборов в Музее естественной истории Калифорнийской Академии наук в Сан-Франциско (CAS) я получил в обмен от Л. Стэнге в 2004 г.

### Род **PALPARES** Rambur, 1842

Типовой вид: *Hemerobius libelloides* Linnaeus, 1764.

Н. Бэнкс (Banks, 1913b : 171) выделил группу видов с равномерно изогнутым (plainly sinuated) задним краем крыльев, к которой отнес *P. amitinus*, *P. insularis* и *P. inclemens*. Впоследствии Ф. Фрэйзер (Fraser, 1951a) описал в этой группе *P. weelei* Fraser, 1951 с Мадагаскара.

#### 3. **Palpares amitinus** Kolbe, 1906.

– *Palpares amitinus* Kolbe, 1906 : 140; Weele, 1907b : 261; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Navás, 1911 : 240; 1927 : 6; 1935: 46; 1936 : 100; Klapálek, 1913 : 383; Fraser, 1951a : 349; Handschin, 1963 : 223; Whittington, 2002 : 384; Stange, 2004 : 48; Penny 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 111.

М а т е р и а л. **Madagascar. Toliara Prov.**: 1 ♂, Andohaëla Natn. Park, 6–16.I.2003 (Irwin). Мною изучена также серия в коллекции Калифорнийской академии наук в Сан-Франциско (CAS).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

#### 4. **Palpares insularis** McLachlan, 1894.

– *Palpares insularis* McLachlan, 1894 : 514; Kolbe, 1906 : 140; Weele, 1907b : 259; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Klapálek, 1913 : 382; Navás, 1935 : 45; 1936 : 100; Fraser, 1951a : 348; Handschin, 1963 : 223; Stange, 2004 : 54; Penny 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 112.

– *Palpares hildebrandti* Kolbe, 1906 : 139; Weele, 1907b : 259 (как вероятный синоним *P. insularis*); Klapálek, 1913 : 382 (как синоним *P. insularis*); Banks, 1913b : 178 (как синоним *P. insularis*); Handschin, 1963 : 223 (как синоним *P. insularis*); Whittington, 2002 : 385 (как самостоятельный вид); Stange, 2004 : 54 (как синоним *P. insularis*).

М а т е р и а л. **Madagascar. Toliara Prov.**: 1 ♂, Andohaëla Natn. Park, 25.X.2002 (Irwin). Кроме экземпляра из коллекции ЗИН мною изучена серия в музее в Сан-Франциско (CAS); были также определены экземпляры из Музея Верхней Силезии (USMB), данные о них опубликованы (Ábrahám, Dobosz, 2011).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

#### 5. **Palpares pardaloides** Weele, 1907.

– *Palpares pardaloides* Weele, 1907b : 257; Banks, 1911 : 4; 1913b : 182 (как как вероятный синоним *P. insularis*); Klapálek, 1913 : 380; Navás, 1935 : 46; 1936 : 100; Fraser, 1951a : 349; Handschin,

1963 : 223; Whittington, 2002 : 385; Stange, 2004 : 58; Penny, 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 112.

Материал. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Natn. Park de Zombitse, 5–9.II.2003 (Fisher); 1 ♂, Manambaro, Taolanaro, Toliara, 8 km SW of airport of Fort-Oafin, 25.0676° S, 46.9363° E, 25.I.2013 (A. A. Lastuchin).

Распространение. Кения, Мадагаскар.

Таксономические замечания. Н. Бэнкс (Banks, 1913b : 173) отнес этот вид к группе видов *Palpares tristis*, включающей также *P. interioris*, *P. obsoletus*, *P. klugi*, *P. extensus*, *P. lentus*, *P. similis* и *P. nigrita*, и в том же году (1913b : 182) ошибочно предположил его синонимию с *P. insularis*.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Palparinae*

Среди афро-ориентальных пальпарин все три отмеченных таксона родовой группы представлены на Мадагаскаре эндемичными видами. Один из них – монотипичекый подрод *Palpagretus* рода *Palparellus*; род *Crambomorphus* представлен 2 эндемичными видами, а из 11 видов рода *Palpares*, отмеченных на Мадагаскаре, 9 эндемичны для него.

Наиболее древний из них – род *Crambomorphus* – по ряду морфологических признаков занимает промежуточное положение между более ширококрылыми охристо-желтыми *Lachlathetes* Navás, 1926 и узкокрылыми светло-бурными *Stenares* Hagen, 1866 – пальпаринами гондванского происхождения с индо-африканским современным распространением.

М. Манселл в ревизии рода *Crambomorphus* (Mansell, 2018a : 467) выделяет *Crambomorphus grandidieri* по признаку изогнутой линии заднего края крыльев и помещает его отдельно от *C. madagascariensis* и остальных представителей рода с ланцетовидными крыльями с ровными краями, как у видов рода *Stenares*.

О предположительно гондванском формообразовании в этих пальпаринных ветвях говорит их нынешнее обитание на разошедшихся осколках Гондваны. Род *Lachlathetes* представлен немногими африканскими видами, распространенными южнее экватора, – *Lachlathetes gigas* (Dalman, 1823), *L. furfuraceus* (Rambur, 1842), *L. moestus* (Hagen, 1853), и индокитайским *L. contrarius* (Walker, 1853), не имеющим с африканскими видами географической связи, а несколько трудноразличимых видов рода *Stenares* распространены от Индии, Пакистана и островов до Аравии и Африки. Сам род *Crambomorphus* представлен 2 мадагаскарскими и 4 капскими эндемиками, что может быть объяснено лишь их происхождением от общего гондванского предка. Примечательно и внешнее сходство самого ширококрылого из *Crambomorphus* мадагаскарского *C. grandidieri* с индокитайским *L. contrarius* не только по форме вырезанных заднему краю крыльев, но и по другим характерным, возможно, конвергентным, признакам, таким, как лимонный фон окраски мембраны и изломанная форма брюшка самца.

Другой эндемичный вид пальпарин, *Palparellus (Palpagretus) voeltzkowi*, вероятно, произошел от единого предка африканских представителей рода *Palparellus* до начала адаптивной радиации относительно небольших видов по африканскому континенту, поскольку он не имеет признаков для объединения с какой-либо таксономической

группой этого рода (по: Mansell, 1996). Даже с группой *Palparellus rothschildi* (Weele, 1907a) – *P. astutus* (Walker, 1853) (Восточная Африка – Индия) мадагаскарский вид имеет видимое сходство лишь в характере рисунка крыльев и в строении эктопроктвов самца, на основе чего можно сделать предположение, что он отделился от второго из них во время тектонического отрыва Мадагаскара от Индигаскара. Долгое время изолированный в рефугиуме *P. voeltzkowi* сохранил примитивный гигантизм и наиболее примитивное среди пальпарин строение гениталий самца, переходное от мирмелеонтинного типа к пальпаринному, с парными параметрами, не слившимися с гонаркусом.

Самый многочисленный род этого подсемейства *Palpares* представлен на Мадагаскаре эндемичными видами компактной таксономической группы *P. insularis*, выделенной еще Н. Бэнксом (*Palpares insularis*, *P. amitinus* и *P. weelei* Fraser, 1951), и *P. pardaloides* из группы *P. tristis*, который он также сближал с этой группой. В отличие от *Crambomorphus* и *Palpagretus*, в роде *Palpares* прослеживается недавнее, в четвертичном периоде проникновение единого предка группы из Африки с дальнейшим видообразованием на Мадагаскаре. Еще для 4 мадагаскарских эндемиков и субэндемиков, *P. apicatus* Navás, 1935 (известен также с соседних Коморских островов), *P. decaryi* Navás, 1924, *P. pauliani* Fraser, 1951 и *P. schrammi* Navás, 1914a, африканские родственные связи не прослежены. Родиной еще одного вида, *Palpares martini* Weele, 1907, Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011) считают не Мадагаскар, а Марокко.

Таким образом, крупные, тяжелые в полете пальпарины, оказавшись на Мадагаскаре в изоляции, дали на острове широкий круг эндемичных видов.

#### Подсем. ACANTHACLISINAE Navás, 1912

Всесветно, кроме Антарктиды, распространенное подсемейство, не разделяемое на трибы, включает 15 родов, 5 из которых отмечены на Мадагаскаре. В коллекции ЗИН представлены 3 вида.

#### Род SYNGENES Kolbe, 1897

Типовой вид: *Acanthaclisis debilis* Gerstaecker, 1888.

В этом небольшом афро-ориентальном роде до современной ревизии М. Манселла (Mansell, 2018b) с Мадагаскара были известны 3 вида, и поступившие в ЗИН экземпляры в соответствии с представлениями Э. Гандшина (Handschin, 1963) были определены мной как две формы *Syngenes longicornis* (Rambur, 1842) в зависимости от наличия или отсутствия пятен на крыльях. После переопределения материала по новой ревизии оказалось, что *S. longicornis*, приведенный в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004) по двум десяткам указаний для Мадагаскара, в действительности на острове не встречается, а гетерогенность имеющейся в ЗИНе серии по ряду признаков объясняется принадлежностью *Acanthaclisis maritimus* и *Syngenes dolichocercus* к разным цветовым формам одного вида, как и предполагал М. Манселл (Mansell, 2018b : 376), у которого не было достаточного материала для установления синонимии. Две самки в коллекции ЗИН имеют пятна в анастомозе, как у всех типовых экземпляров *S. maritimus*, в то время как одна самка без пятен выглядит как типы *S. dolichocercus*. У нее же наименьшее число ветвящихся костальных жилок до развилки радиального сектора (признак, предлагаемый М. Манселлом для *S. maritimus*). Таким образом, я поддерживаю

предположение М. Манселла и устанавливаю здесь для *Syngenes maritimus* (Needham) новую синонимию: *Acanthaclisis maritimus* Needham, 1913 = *Syngenes dolichocercus* Navás, 1914a, с выделением двух морф: *Syngenes maritimus* морфа *typica* с меланизированными пятнами на анастомах *CuA* на передних крыльях, и *Syngenes maritimus* морфа *dolichocercus* Navás без таких пятен.

#### 6. *Syngenes maritimus* (Needham, 1913).

– *Acanthaclisis maritimus* Needham, 1913 : 244; Ohm, Hölzel, 1995 : 8 (как синоним *A. longicornis* Rambur, 1842).

– *Syngenes maritimus* (Needham): Stange, 2004 : 360; Mansell, 2018b : 373.

– *Syngenes dolichocercus* Navás, 1914a : 91; 1925b : 129; 1931: 101; Whittington, 2002 : 385; Stange, 2004 : 360; Mansell, 2018b : 376; syn. n.

– *Syngenes dolichocercus* (sic!): Ábrahám, Dobosz, 2011 : 114.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*, Massif du Makay: 1 ♀, 21°34.120' S, 45°04.494' E, 15.I.2011 (V. M. Gnezdilov); «*Syngenes longicornis* var. *inquinatus* (Gerstaecker), Krivokhatsky det., 2012»; «*Syngenes maritimus* морфа *typica*, Krivokhatsky det., 2020»; 1 ♀, forêt d'Anisoha, 257 m, 21°75.719' S, 45°06.811' E, 10.I.2011 (V. M. Gnezdilov); «*Syngenes longicornis* (Rambur), Krivokhatsky det., 2012»; «*Syngenes maritimus* морфа *dolichocercus* Navás, Krivokhatsky det., 2020». 1 ♀, «Mapinga, mainask – 53» (A. Lemaitre); «*Syngenes inquinatus* (Gerstaecker), Krivokhatsky det., 2003»; «*Syngenes maritimus* морфа *typica*, Krivokhatsky det., 2020».

Распространение. Сейшельские острова (о. Альдабра), Мадагаскар, Зимбабве.

#### Род CENTROCLISIS Navás, 1909

Типовой вид: *Centroclisis lanosa* Navás, 1909.

#### 7. *Centroclisis felina* (Gerstaecker, 1894).

– *Acanthaclisis felina* Gerstaecker, 1894 : 118; Weele, 1907b : 264 (как синоним *A. distincta* Rmb.); 1908 : 60 (как синоним *A. distincta* Rmb.); Banks, 1913a : 149 (ошибочно как синоним *Sogra superba* Navás, 1912); Klapálek, 1913 : 384 (как синоним *A. distincta* Rmb.).

– *Sogra felina* (Gerstaecker): Navás, 1912b : 147 (*A. distincta* sensu Weele, 1907b nec Rambur, 1842).

– *Centroclisis felina* (Gerstaecker): Esben-Petersen, 1916 : 15; 1928 : 77 (ошибочно как синоним *Sogra superba* Navás, 1912); Mansell, 1990 : 184 (как самостоятельный вид); Whittington, 2002 : 381; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 345; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115.

– *Sograssa felina* (Gerstaecker): Handschin, Markl, 1955 : 76.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 2 ♀, Isalo Natn. P., Ananalava Forest, Antananbao Vill. env., 720 m, 22°35' S, 45°07' E, 1530 m, 16–19.I.2013 (M. Tryzna); «*Centroclisis felina* (Gerstaecker, 1894), R. Dobosz det.». Опубликовано также мое определение самца в коллекции Музея Верхней Силезии (Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115): «In coll. USMB: Prov. Fianarantsoa, Ranomafana, 24.02.–1.03.1995 1 ♂ leg. Ivo Jeniš (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/706)».

Распространение. Ангола, Танзания, Мозамбик, Мадагаскар.

Таксономические замечания. У *C. felina* наблюдается ярко выраженная ступенчатость 2–4 базальных пресекторальных жилок заднего крыла, образующих в месте изгиба разорванные атавистические остатки жилки *RSb*, доставшейся от пред-

полагаемого предка *Stiphroneura inclusa* (Walker, 1853) (Кривохатский, 2009) на пути к практически полной редукции *RSb* у других видов группы.

*Centroclisis felina* описан К. Герштеckerом в 1894 г. (Gerstaecker, 1894), как это и указано в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004). Позже Л. Абрахам с Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011) ошибочно приписали виду более раннюю дату описания, обнаружив в другой работе К. Герштекера (Gerstaecker, 1885) видовое название *felina* Gerstaecker, 1885, относящееся к другому роду – *Theristria* Gerstaecker, 1885.

Вид в действительности близок к *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842), распространенному в палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, сопоставим с ним по размерам: переднее крыло обоих видов у экземпляров в коллекции ЗИН имеет длину около 60–62 мм; он также отличается рисунком пронотума и строением пресекторального поля заднего крыла. У *C. distincta* ступеньки (изгибы) 2–5-й пресекторальных жилок в основании, у *R.*, выражены слабо (признак, не рассматриваемый Бэнксом), в то время как у *C. felina* изгибы поперечных жилок, параллельные *R.*, практически слиты и соответствуют дериватам *RSb* добавочной жилки гипотетического предка *Stiphroneura inclusa* (Walker, 1853) (Кривохатский, 2009).

#### 8. *Centroclisis maillardi* (Sélys-Longchamps, 1862).

– *Acanthaclisis maillardi* Sélys-Longchamps, 1862 : K33; McLachlan, 1873 : 132.

– *Sogra maillardi* (Sélys): Banks, 1913a : 149 (как синонимы *S. pertinax* Nav. и *S. rixosa* Nav.).

– *Centroclisis maillardi* (McLachlan): Penny, 2004 : 666.

– *Centroclisis maillardi* (Sélys-Longchamps): Stange, 2004 : 347 (как синонимы *S. pertinax* Nav. и *S. rixosa* Nav.); Penny, 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: Massif du Makay: 1 ♂, 2 ♀, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21°40.493' S, 44°59.603' E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov); 2 ♀, 21°34.130' S, 45°04.494' E, 14, 15.I.2011 (V. M. Gnezdilov); 1 ♀, «Manambaro, Taolanaro, Toliara, 8 km SW airport of Fort-Oafin, 25.0676° S, 46.9363° E, A. 28.I.2013 (A. A. Lastuchin)».

Распространение. Мадагаскар, о. Реюньон, Мозамбик.

Таксономические замечания. Вид близок *C. distincta*, от которого отличается более узкой и светлой медиальной полосой на пронотуме и относится к более мелкой размерной категории: длина переднего крыла самцов и самок находится в диапазоне от 50 до 61 мм, в то время как у *C. distincta* она всегда превышает 60 мм.

Название валидно, ясно к какому виду относится, синонимизация Н. Бэнксом с *Centroclisis rixosa* не подтверждается, хотя вид к нему и близок. Р. Мак-Лахлан (McLachlan, 1873) сравнил популяции с о. Реюньон и Мадагаскара, относящиеся к одному виду – *C. maillardi*, с типом *C. distincta* из Сенегала, и указал, что последний крупнее *C. maillardi* и отличается рисунком груди: «L'individu de Ilaurice, dans la collection Marchal, s'accorde avec celui de Réunion dont M. de Selys croyait pouvoir former une espece distincte sous le nom de *A. maillardi*. Le type du Sénégal est très grand, dépassant de beaucoup la taille de l'insecte nommé *distincta* par Walker, et le thorax est marqué d'une manière différente». Более того, по моему мнению, последующие указания *C. distincta* для Мадагаскара (Penny, 2004) могут относиться к крупным самкам *C. maillardi*

## 9. *Centroclisis rixosa* (Navás, 1912), comb. n.

– *Sogra rixosa* Navás, 1912b : 155; 1935 : 46; 1936 : 101; Klapálek, 1913 : 386; Banks, 1913a : 149 (как синонимы *S. maillardi* (Selis) и *S. pertinax* Navás); Stange, 2004 : 348 (как синоним *S. maillardi*).

Материал. **Madagaskar.** *Antsiranana Prov.*: 3 ♀, Cap Est, 28–29.12.2003 (V. G. Dolin). *Antananarivo Prov.*: 1 ♂, Ankazobo Mts., Manankazo env., 29.XI– 4.XII.1996 (Jim Stolarczyk).

Распространение. Мадагаскар, Мозамбик.

Таксономические замечания. Л. Абрахам с Р. Добошем посчитали этот вид синонимом *C. maillardi* и под этим названием опубликовали мои определения экземпляров с Мадагаскара (Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116: «In Coll. USMB: Prov. Mahajanga, Ambodimanga env., Nov 14–16 1995 2 ♂: leg. J. Stolarczyk (det. as *C. rixosa* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/735; USMB 5858/737); Prov. Antananarivo Ankazobe Mts., Manankazo env., 29.11–4.12.1996 2 ♂ 2 ♀ leg. J. Stolarczyk (det. as *C. rixosa* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/726; USMB 5858/738; USMB 5858/724; USMB 5858/704)»). Однако *C. rixosa* – самый мелкий представитель видовой группы (длина переднего крыла 48–51 мм) с очень узкой медиальной полосой на пронотуме.

Установленная Н. Бэнком (Banks, 1913a) синонимия не подтверждается. *Centroclisis distincta* Rambur, 1842 и большая часть видов из этой группы, кроме *C. rixosa*, который он считал, видимо, младшим синонимом одного из них, были отмечены для Мадагаскара Н. Пенни (Penny, 2004 : 666). Я сближаю *C. rixosa* с *C. maillardi*, но отличаю его по меньшим в среднем размерам и по слабой выраженности ступенчатости 2–4-й базальных пресекторальных жилок заднего крыла.

## Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Acanthaclisinae*

Ископаемые представители *Acanthaclisinae* неизвестны. У гигантского (длина переднего крыла 75 мм) *Stiphronera inclusa* (Walker, 1853), ориентального вида, отсутствующего на Мадагаскаре, на заднем крыле есть уникальная базальная продольная жилка (*RSb*), начинающаяся от *R* у ее основания и снова впадающая в *R* недалеко от ответвления от нее настоящей *RS* (Кривохатский, 2009). У ряда более молодых родов *Acanthaclisinae* из Восточного полушария (*Acanthaclisis* Rambur, 1842, *Synclisis* Navás, 1919 и др.) жилка *RSb* разрывается внутри пресекторального поля и просто исчезает – ее следы остаются в виде небольших утолщений на многих поперечных жилках пресекторального поля, кроме базальной (Кривохатский, 2009). У таксонов из Западного полушария (*Vella* Navás, 1913 и др.) эта жилка тоже исчезает, но со сдвигом и без следов утолщений, так что все поперечные жилки, кроме базальной, имеют сильный наклон (Кривохатский, 2009). Разделение этих двух редуционных линий, видимо, произошло при распаде Гондваны на Западную и Восточную около 150 млн лет назад. Предковый род *Stiphronera* Gerstaecker, 1885 ныне сохранился в составе единственного вида в Индокитае, будучи принесен туда в миоцене на осколке Восточной Гондваны – полуострове Декан. На Мадагаскаре, соответственно, известны только представители родов с первым, восточным типом редукции добавочной жилки, при этом в роде *Centroclisis*, в том числе у его мадагаскарских представителей, наблюдается переходный к первому вариант редуционного морфологического ряда жилки *RSb* с сохранением ее дериватов (ступенчатых изломов) возле оснований 2–4-й пресекторальных жилок, наиболее выраженных у *C. felina*. Тем не менее, не *C. felina*, а широко

распространенный *C. distincta*, вероятно, был предком всех видов, заселивших Мадагаскар.

Род *Centroclisis* распространен в южной Палеарктике, Индии и Пакистане, Аравии, по всей Африке и восточным островам, включая Мадагаскар и Цейлон. Мадагаскарские виды либо эндемичны, либо распространены также в Восточной Африке, например, в Мозамбике. На Мадагаскаре *Centroclisis* представлен сходными между собой небольшими видами группы *C. maillardi*, отделившейся от крупного большекрылого *C. distincta*. Сам *C. distincta*, распространенный ныне в палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, включая Маскаренские острова, следует считать предковой формой всех обитающих на Мадагаскаре видов. В отличие от крупных особей *C. distincta* и *C. felina* с тяжелым полетом, обычных на материке и попавших на Мадагаскар случайно, при катастрофических штормах, популяции легких более мелких молодых видов переносились муссонами через Мозамбикский пролив и регулярно попадали на Мадагаскар и даже широко заселили Африканское побережье и Мадагаскар с соседними островами (*C. maillardi*, *C. rixosa*). На Мадагаскаре образовались и эндемики острова, *C. lanosa* Navás, 1909, *C. dyscola* (Navás, 1933) и *C. superba* (Navás, 1912), описанные в роде *Sogra* Navás, 1911 и неоднократно ошибочно сводившиеся в синонимы к *C. distincta*.

В ориентально-афротропическом роде *Syngenes* 3 вида известны из Капской области Африки, по одному из Западной Африки, Аравии, Индии, Индокитая, и один вид – субэндемик Мадагаскара. М. Манселл предполагает близость 3 капских видов к *S. maritimus* и *S. dolichocercus*, распространенным от Западной и Южной Африки до Индийского океана и Мадагаскара. Учитывая тот факт, что наиболее близкие к ним 3 вида эндемичны для Капской провинции, я вижу в этом отражение генетической связи *S. maritimus* с южноафриканским фаунистическим центром рода, которая отмечалась и у мадагаскарских фаун других групп насекомых (Moog, Ivanov, 2008), однако этот вид проник на остров через Мозамбикский пролив никак не ранее эоцена, 50 млн лет назад, тогда как отделение ориентальных ветвей от африканских предков у более древних групп насекомых, например у ручейников, происходило при распаде Гондваны на Западную и Восточную в конце юры, 150 млн лет назад.

Эндемичный *S. alluaudi* (Weele, 1909) был перенесен М. Манселлом в последней ревизии (Mansell, 2018b) в род *Jaya* Navás, 1912, и, если это перемещение оправдано, то мадагаскарский вид оказывается в одном роде с 2 южноафриканскими и единственным эфиопским видом (*Jaya rogeri* Navás, 1912 из Абиссинии и Сенегала).

Афро-палеарктический род *Fadrina* Navás, 1912 представлен на острове *Fadrina nigra* Navás, 1912, описанным из Адена и в дальнейшем неоднократно отмеченным с Мадагаскара (Handschin, 1963 : 224; Penny, 2004 : 666). В коллекции ЗИН есть лишь 1 самец этого вида из местности рядом с типовой: Йемен, Санаа, 20.VIII.1931 (Женжурист [Н. Н. Филиппов]). Есть основания полагать (Stange, 2004 : 351), что к этому же роду относится мадагаскарский эндемик *Fadrina clementi* (Fraser, 1951), описанный в роде *Synclisis* Fraser, 1951a : 350, non Navás, 1919). Еще один, преимущественно субэкваториальный афротропический вид, *Fadrina rufa* Navás, 1912, отмечался с острова Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115).

В ориентально-палеарктическом роде *Synclisis* описан единственный эндемик острова *S. cryptedica* Fraser, 1955; ближайшие виды рода распространены в Северной Африке и на Тайване. Родственные связи этого вида не определены.

Подсем. DENDROLEONTINAE Banks, 1899

Всесветно (кроме Антарктиды) распространенное подсемейство переднемоторных муравьиных львов, представители двух из семи триб которого обитают на Мадагаскаре.

Триба DENDROLEONTINI Banks, 1899

Род MADAGASCAROLEON Fraser, 1951

Типовой вид: *Madagascaroleon tristrigatus* Fraser, 1951.

После описания рода *Madagascaroleon* (Fraser, 1951a) он был сведен в синонимы к *Dendroleon* (Stange, 1976 : 293) и *Doblina* (Stange, 2004 : 87). *Madagascaroleon tristrigatus* безусловно заслуживает выделения в самостоятельный род из рода *Dendroleon*, с которым сходен общим рисунком крыльев, но обособлен на основании признака частично двурядного костального поля переднего крыла.

10. **Madagascaroleon tristrigatus** Fraser, 1951.

– *Madagascaroleon tristrigatus* Fraser, 1951a : 353.

– *Dendroleon tristrigatus* (Fraser): Stange, 1976 : 296; Кривоухатский, 1998 : 13.

– *Doblina tristrigatus* (Fraser): Stange, 2004 : 87; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 118; Dobosz, Ábrahám, 2014 : 133.

Материал. **Madagascar.** *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♂, near Isalo Natn. Park, in dry wash south of interpretive center, 22°37.60' S, 45°21.49' E, elev. 825 m, Malaise trap in open area, MA-02-11B-39, 7–22.IX.2002 (R. Harin'Hala); California Acad. of Sci., CASENT 3004851; «*Doblina tristrigatus* det. Penny, 03». *Antananarivo Prov.*: 1 ♀, «Marinarivo, Antananarivo, Ampefy, 19.0491° S, 46.7358° E, 03.I.2013 (A. A. Lastuchin)»; «*Dendroleon tristrigatus* (Fraser), Krivokhatsky det.».

Распространение. Мадагаскар.

Род DOBLINA Navás, 1927

Типовой вид: *Doblina grandidieri* Navás, 1927.

11. **Doblina grandidieri** Navás, 1927.

– *Glenurus* sp. I: Weele, 1907b : 270.

– *Doblina grandidieri* Navás, 1927 : 17 (название для *Glenurus* sp. I Weele, 1907b); Handschin, 1963 : 224; Stange, 1976 : 309; 2004 : 86; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 117.

Материал. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, forêt de Beroboka, 5.9 km, «131° SE» Ankidranoka, 22°3'59" S, 43°21'59" E, elev. 80 m, general collecting, tropical dry forest, 12–16.III.2002; coll: Fisher Griswold et al., California Acad. of Sci., collect. code BLF6071; CASENT 3002316; «*Dendroleon* n. sp., det. Penny, 03»; «*Doblina grandidieri* Nav., det. V. Krivokhatsky, 2004»; 1 ♂, Ifaty, near Hotel Paradisia, in coastal dunes, 23°10.78' S, 43°37.01' E, Malaise trap, vegetation in sandy area, elev. 9 m, 26 May – 5 June 2002, coll: R. Harin'Hala; California Acad. of Sci., MA-02-16-28; CASENT 3004861; «*Doblina grandidieri* Nav., det. V. Krivokhatsky, 2004». 2 экз. получены мной в обмен из

музея в Сан-Франциско (CAS). Кроме того, 2 экз. этого вида были определены мной в 2005 г. в коллекции Музея Верхней Силезии (USMB), определения были опубликованы Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011) под ошибочным названием *Voltor sylphis* (Weele) «Prov. Mahajanga, Ampatika env., Mahajambra Riv., 17–19.11.1995 1 ex. (apex of abdomen missing) leg. Ivo Jeniš (det. as *D. grandidieri* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/1193); Prov. Mahajanga, Ambo-dimanga env., Nov 14–16 1995 1 ♀ leg. J. Stolarczyk (det. as *D. grandidieri* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/1186)» (Ábrahám, Dobosz, 2011, p. 118). Мне не довелось увидеть экземпляр из спиртовой коллекции, приведенный в той же работе под названием *D. grandidieri*, однако его принадлежность к той же серии, что и 2 экз. *Madagascarleon tristrigatus* (в цитируемой работе как *Doblina*) «Toliara, Ifaty 20 km N Tulear 30 m, 10.–27.12.2003. 2 ♀ leg. S. Murzin & A. Shamaev», заставляет усомниться в верности определения.

Распространение. Мадагаскар.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Dendroleontinae*

Помимо представителей номинативной трибы на Мадагаскаре известна эндемичная триба *Voltorini* Stange, 1976.

В определительной таблице дендролеонтин Африки Р. Добош и Л. Абрахам (Dobosz, Ábrahám, 2014) выделили роды со сложным костальным полем, которые они разделили по признаку раздвоенных костальных жилок по всему костальному полю переднего крыла (род *Doblina*) или по всему полю, кроме его базальной части (род *Voltor*).

Однако мной род *Doblina* не рассматривается столь широко; костальное поле *Madagascarleon tristrigatus* (ex *Doblina* sensu Ábrahám, Dobosz, 2011) я характеризую как узкое двурядное по всей его длине, а у *Doblina grandidieri* нахожу как узкую двурядную часть, так и ветвящиеся костальные жилки в расширенной апикальной части костального поля. При этом сходная сложность признаков костального поля у этих представителей мадагаскарской фауны является конвергентной и не говорит об их общем происхождении.

Так, у *Voltor sylphis* (van der Weele, 1907) с разветвленными поперечными жилками костального поля задние крылья заметно сильнее превосходят по длине передние, чем у *Doblina*, и гениталии самок отличаются особенностями, благодаря которым Л. Стэнге противопоставил их (в ранге подтрибы *Voltorina*) остальным дендролеонтинам и поместил на филогенетическом древе в качестве боковой ветви до разделения австралийской, американской и афро-ориентально-палеарктической ветвей. Таким образом, монофилетическую трибу *Voltorini* Stange следует считать мадагаскарским эндемиком гондванского происхождения, а современные местообитания вида на Мадагаскаре – меловыми климатическими рефугиумами, сохранившимися со времен отделения Мадагаскара от Индигаскара и ранее – от Восточной Гондваны.

В коллекции ЗИН *Voltor sylphis* отсутствует и мне известен только по описаниям. Оба экземпляра в USMB, определенные Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011), к нему не относятся (см. материал к *Doblina grandidieri*).

Центральная триба подсем. *Dendroleontini* Banks, 1899 древнее гондванских вольторин, и виды рода *Dendroleon* Brauer, 1866 обитают на всех континентах Пангеи, за исключением Африки, где *Dendroleon* замещен близкими родами *Bankisus* Navás, 1912 и *Cymothales* Gerstaecker, 1894. Возможно, попав на Мадагаскар, один из видов

рода *Dendroleon*, преобразовавшись в *Madagascarleon*, приобрел двойное костальное поле переднего крыла – достаточно частый признак для различения таксонов разных уровней у *Myrmeleontidae*. Однако поиск в соседних фаунах муравьиных львов с подобными признаками предполагает другой эволюционный сценарий.

Двойное костальное поле не гомологично у разных представителей мадагаскарских монотипических родов. Ровное узкое костальное поле *Madagascarleon tristrigatus* на всем протяжении практически равномерно разделено на два ряда – как у палеаркто-ориентальных представителей рода *Epananthaclisis* Okamoto, 1910. В отличие от этого типа, у *Doblina grandidieri* оно, как у ориентальных *Layachima* Navás, 1912, представляет собой нерегулярное трехрядное ветвление поперечных жилок в апикальной расширенной трети костального поля, в то время как базальная половина костального поля не строго двурядная. Можно предположить обитание предковых групп *Epananthaclisis* – *Madagascarleon* и *Layachima* – *Doblina* на суперконтиненте Индига-скар в начале мела и закрепление эндемичных родов *Madagascarleon* и *Doblina* на отделившемся от Декана в середине позднего мела Мадагаскаре. Предки современных *Epananthaclisis* и *Layachima*, соответственно, остались на азиатской стороне.

С другой стороны (третий путь), внешнее сходство *Madagascarleon tristrigatus* и недавно переописанного *Omoleon jeanneli* Navás, 1936 из монотипического же рода из Эфиопии и Кении (Dobosz, Ábrahám, 2014) указывает на возможное родство именно этих, разделенных водой таксонов. На африканском континенте только в роде *Omoleon* Navás, 1936 в апикальной части костального поля отмечается ветвление костальных жилок (Dobosz, Ábrahám, 2014: p. 137).

Находки же на Мадагаскаре *Cymothales bouvieri* Weele, 1907 (van der Weele, 1907b; Penny, 2004), представителя африканского рода, следует объяснять многократным современным заносом.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Glenurinae* Banks, 1927

В коллекции ЗИН нет мадагаскарских таксонов этого подсемейства, но одна из триб, *Glenurini*, представлена на острове, в том числе эндемичными видами.

Подсем. *Glenurinae* имеет гондванские корни, при этом входящая в него триба *Protoplectrini* Tillyard, 1916 распространена исключительно в Австралийском царстве, триба *Dimarellini* Markl, 1954 – в Неотропическом, *Obini* Markl, 1954 – в Афротропическом царстве, но не встречается на Мадагаскаре, а триба *Gymnocnemini* Navás, 1912 включает 2 вида высокоспециализированного южнопалеарктического рода *Gymnocnemia* Schneider, 1845, берущего начало из афро-ориентально-палеарктической трибы *Glenurini* (Banks, 1927). В фауне Мадагаскара есть эндемичный род *Visca* Navás, 1927 и вид из рода *Glenuroides* Okamoto, 1910, ныне рассматриваемого в составе рода *Paraglenurus* Weele, 1909.)

5 эндемичных видов явно сборного эндемичного рода *Visca* объединены по признаку наличия 2 пресекторальных жилок в заднем крыле. Часть этих видов была описана в родах *Chabalus* Navás, 1935 и *Belelion* Auber, 1955 (первоначально ошибочно помещенном Обером в *Dendroleonini*), которые были впоследствии (Stange, 2004) синонимизированы с *Visca*.

В коллекции Н. Пенни мной были сравнены определенные им экземпляры *Visca mutila* Navás, 1927a (1 ♂, Madagascar, Prov. d'Antananarivo, 16 km SE of Tsinjoarivo, 19°42' S, 47°50' E, 14–20.I.1999, S. V. Goodman coll., Field Museum, Chicago) и *V. venustula* (Auber, 1955) (1 ♂, Madagascar, Ranomafana Nat. Park, 21°16' S, 47°26' E, 25.IV.1998, С. Е. Griswold et al. coll., CAS), сильно различающиеся по форме крыльев и прозрачности их мембраны. Помимо этих видов, которые Н. Пенни ошибочно относил к Nemoleontini (Penny, 2004), известны *V. magna* Ábrahám, 2011, in Ábrahám, Dobosz, 2011 : 123, *V. murzini* Ábrahám, 2011, in Ábrahám, Dobosz, 2011 : 124, и *V. silvatica* Ábrahám et Dobosz, 2012 in Ábrahám et al., 2012. О таксономических связях перечисленных таксонов предположений нет.

Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955), описанный в роде *Glenuroides*, происходит, видимо, от ориентального предка многочисленных видов, описанных в родах *Paraglenurus* Weele, 1909 и *Glenuroides* Okamoto, 1910, синонимия которых не очевидна, но поддерживается от Н. Бэнкса (Banks, 1940) до Л. Стэнге (Stange, 2004). *Paraglenurus pinnula* наиболее близок к индонезийскому *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888). Поскольку современный обмен видами между фаунами Сулавеси и Мадагаскаром путем завоза через весь Индийский океан вряд ли возможен, диверсификация близких видов от общего предка предполагается лишь на Восточной Гондване до отделения от нее Индигаскара около 150 млн лет назад.

#### Подсем. NEMOLEONTINAE Banks, 1911

В этом подсемействе переднемоторных муравьиных львов из Старого Света со специфическими вилкообразными слитыми параметрами в гениталиях самцов немолентинного типа только две трибы *Macronemurini* Esben-Petersen, 1919 и *Delfimeini* Krivokhatsky, 1998 пока не отмечены на Мадагаскаре.

#### Триба NEUROLEONTINI Navás, 1912

##### Род NEUROLEON Navás, 1909

Типовой вид: *Myrmeleon arenarius* Navás, 1904.

#### 12. **Neuroleon (Neuroleon) macilentus** Auber, 1956.

– *Neuroleon macilentus* Auber, 1956 : 105; Handschin, 1963 : 225; Stange, 2004 : 205; Penny, 2004 : 666.

Материал. **Madagascar. Toliara Prov.**: 1 ♂, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21°40.493' S, 44°59.603' E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Мадагаскар.

Таксономические замечания. Экземпляр полностью соответствует описанию. Признаки жилкования крыльев позволяют отнести вид к номинативному подроду, несмотря на относительно небольшие размеры имаго.

#### Триба CREOLEONTINI Markl, 1954

Единственный род в трибе включает 50 видов с палеарктическим, афротропическим и ориентальным распространением.

Род CREOLEON Tillyard, 1918

Типовой вид: *Myrmeleon plumbeum* Olivier, 1811.

13. **Creoleon mortifer** (Walker, 1853).

– *Myrmeleon irroratus* Klug, 1834 : pl. 35, fig. 6 (nom praecoc., non *Myrmeleon irroratus* Olivier, 1811 : 126 (*Delfimeus irroratus*)).

– *Myrmeleon mortifer* Walker, 1853 : 353 (замещающее название для *M. irroratus* Klug, 1834); Banks, 1913a : 153.

– *Myrmeleon pervigil* Walker, 1853 : 354; McLachlan, 1868 : 278 (как синоним *M. mortifer* Walker); Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris mortifer* (Walker): Hagen, 1866 : 401; McLachlan, 1868 : 278; Kirby, 1903 : 405; Navás, 1911 : 242; Klapálek, 1913 : 385; Hynd, 1992 : 187.

– *Creagris pervigil* (Walker): Hagen, 1866 : 402; Needham, 1913 : 246; Fraser, 1951a : 354.

– *Creagris mortifer* (Walker): McLachlan, 1868 : 278; Banks, 1911 : 16.

– *Creagris parallelus* Klapálek, 1911 : 76; Esben-Petersen, 1931 : 203 (как синоним *M. irroratus* Klug.).

– *Creagris litteratus* Navás, 1908 : 421; 1912 : 169; 1913 : 11; 1923a : 23; 1927 : 8; Weele, 1908b : 66; Klapálek, 1913 : 385; Esben-Petersen, 1920 : 192 (как синоним *M. mortifer* Walker); Stange, 2004 : 135 [как синоним *africanus* (Rmb.)].

– *Creagris cinerascens* Navás, 1912c : 59; 1929b : 114 (как синоним *Creagris litteratus* Navás); Banks, 1913a : 153; Esben-Petersen, 1925 : 339 (как синоним *M. irroratus* Klug).

– *Creagris infirmus* Navás, 1912b : 58; Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris plagatus* Navás, 1912b : 39; Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris surcoufi* Navás, 1912d : 218; Esben-Petersen, 1918 : 146; Hölzel, 1982 : 266 (как синоним *Creagris parallelus* Klapálek).

– *Creagris interrupta* Navás, 1914c : 646; Abraham, Giacomino, 2020 : 42 (как синоним *Creoleon mortifer* (Walker)).

– *Creoleon mortifer* (Walker): Navás, 1925b : 132; Esben-Petersen, 1928b : 444; Kimmins, 1960 [1961] : 391; Mansell, 1990 : 184; Mansell, Aspöck, 1990 : 293; Abraham, Dobosz, 2011 : 121.

– *Creoleon irroratus* (Klug): Esben-Petersen, 1925 : 339.

– *Creoleon klugi* Navás, 1926 : 50 (замещающее название для *M. irroratus* Klug); Navás, 1929a : 25 (как синоним *Creoleon cinerascens* Navás); Hölzel, 1982 : 266 (как синоним *Creoleon parallelus* (Klapálek)).

– *Creoleon cinerascens* (Navás): Navás, 1929a : 25 (с синонимами *M. irroratus* Klug и *Creoleon klugi* Navás); 1930a : 136; Aspöck, Hölzel, 1996 : 76 (как самостоятельный вид).

– *Creoleon surcoufi* (Navás): Navás, 1930b : 131; Güsten, 2003 : 144; Abraham, van Harten, 2014 : 321.

– *Creoleon litteratus* (Navás): Navás, 1930 : 8; 1935 : 52; Handschin, 1963 : 225.

– *Creoleon parallelus* (Klapálek): Hölzel, 1982 : 266; Aspöck, Hölzel, 1996 : 76 (как самостоятельный вид).

– ? *Creoleon pervigil* (Walker): Ohm, Hölzel, 1995 : 8 (как самостоятельный вид).

– *Creoleon interruptus* (Navás): Stange, 2004 : 138 (как самостоятельный вид).

Материал. **Madagascar. Toliara Prov.:** 1 ♂, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21°40.493' S, 44°59.603' E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov). **Fianarantsoa Prov.:** 3 ♂, 1 ♀, Ranohira, 22°33.434' S, 45°24.944' E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov). Определение мной еще 6 экз. с Мадагаскара в Музее Верхней Силезии опубликовано (Ábrahám, Dobosz, 2011)

**Сомали.** 2 ♀, окр. Мogaдишо, 1970 (А. Скопцов). **Танзания.** 1 ♂, 7°58'46" S, 39°44'31" E, Utende, Base Camp Mafia Island (to UV light), alt. 50 ft, 21.XI.1992 (Hynd); 1 ♀, 7°50'30" S, 39°44'40" E, Chunguruma Mafia Island, alt. 25 ft, 13.XI.1990 (Hynd) (с этикеткой «*C. mortifer* (Walk.)» рукой В. Хинда и с припиской: «like *C. cinerascens* Nav.»). **Сейшельские острова.** 1 ♂, Assumption, 12–14.VIII.1984 (И. С. Даревский.)

Распространение. Алжир, Тунис, Ливия, Египет, Саудовская Аравия, Палестина, Израиль, Иран, Индия, о. Сокотра, Эфиопия, Судан, Сомали, Сенегал, Конго, Танзания, Занзибар, Сейшельские острова, Мозамбик, Мадагаскар, ЮАР; – аридные районы Палларктики, Афротропического и Ориентального царств.

Таксономические замечания. Экземпляр с массива Макей – самый мелкий и светлый, с рисунком пронотума как у формы, описанной как *Creagris cinerascens* Navás, 1912. Особи из Ранохиры (провинция Фианаранца́) крупнее и полностью соответствуют описанию *Creagris parallelus* Klapálek, 1913.

Описан *C. mortifer* из Порт-Натала. Остальные находки привязаны преимущественно к береговым линиям Африки, Азии и островам. Н. Бэнкс (Banks, 1913a) считал эти таксоны видами, распространение которых ограничено территориями отдельных стран, либо синонимами.

Кроме *Creagris interrupta* Л. Абрахам и М. Жакомино (Ábrahám, Giacominno, 2020) указали еще ряд младших синонимов *Creoleon mortifer*, преимущественно из Южной Африки. Вероятно, этот полиморфный вид распространен значительно шире, чем ныне известно.

### Триба PSEUDOFORMICALEONTINI Hölzel, 1987

Небольшая триба из Восточного полушария, представленная полутора десятками видов из 4 родов, таксономический статус многих из которых до сих пор четко не определен. С Мадагаскара известны два эндемичных вида, один из которых относится к эндемичному роду *Lybekius* Navás, 1934.

#### Род LYBEKIUS Navás, 1934

Типовой вид: *Lybekius picturatus* Navás, 1934.

#### 14. *Lybekius picturatus* Navás, 1934.

– *Lybekius picturatus* Navás, 1934 : 55; 1935: 47; Oswald, Penny, 1991 : 33.

– *Nemoleon picturatus* (Navás, 1935): Stange, 2004 : 118.

Материал. **Madagaskar. Toliara Prov.:** 1 ♂, 1 ♀, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21°40.493' S, 44°59.603' E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Мадагаскар.

Таксономические замечания. По форме шпор и по жилкованию кубитального поля крыла этот вид близок не к роду *Nemoleon* Navás, 1909, а к родам *Ganguilus* Navás, 1912 и *Nicarinus* Navás, 1914, а окраской пестрых крыльев похож на

*Nicarinus poecilopterus* (Stein, 1863), из-за чего я, в отличие от Л. Стэнге (Stange, 2004), отношу его к трибе Pseudoformicaleontini и не принимаю перенос в другую трибу, в род *Nemoleon*. Таким образом, монотипический род *Lybekius* признается здесь валидным, как это сделано в более раннем каталоге родовых названий (Oswald, Penny, 1991 : 33). Род описан Л. Навасом только в первой из цитируемых работ (Navás, 1934). Описание же вида, приведенное в двух работах, не является прерванным опубликованием, требующим принятия решений, согласно МКЗН (ст.10.1.1), поскольку номенклатурный акт публикуется в одной первой статье, а во второй работе (Navás, 1935) есть ссылка на первую и приводится сравнительное описание дополнительных трех самцов, не включаемых Л. Навасом в типовую серию.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Nemoleontinae*

Это подсемейство небольших и мелких муравьиных львов характерно для Восточного полушария, отсутствует в обеих Америках; как и *Glenurinae*, оно объединяет переднемоторных муравьиных львов, но характеризуется синапоморфией по признаку слитых в двузубую вилку параметр в гениталиях самца (Кривохатский, 1998). В 3 трибах мадагаскарские представители отсутствуют.

В номинативной трибе в составе рода *Nemoleon* Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011) рассматривают мадагаскарских эндемиков *N. madegassus* (Navás, 1923b) (из *Gandulus* Navás, 1912c) и субэндемика, известного также из Мозамбика, *N. majungalensis* (Esben-Petersen, 1916) (из *Formicaleo* sensu Banks, 1911; с синонимом *Neeles belohensis* Navás, 1924); эти виды перечислялись и в мадагаскарском списке Н. Пенни (Penny, 2014) вместе с эндемиком *Nemoleon pulcherrimus* (Fraser, 1952) (из *Neuroleon* Navás, 1909), *N. risi* (Esben-Petersen, 1916), известным также из Южной Африки, и средиземноморско-панафриканским *N. notatus* (Rambur, 1842).

В трибе *Distoleontini* Tillyard, 1916 на Мадагаскаре отмечались эндемики *Distoleon michaelae* (Auber, 1957) и *D. pictiventris* (Navás, 1914a), первоначально описанные в роде *Formicaleo* Banks, 1911, а широко распространенный афротропический вид *Banyutus lethalis* (Walker, 1853) указывался Г. ван дер Вилем (Weele, 1907b) как *Formicaleo lethalis*.

Еще один афротропический вид *Distoleon diversus* (Navás, 1912) ошибочно указан для Мадагаскара Л. Стэнге (Stange, 2004) из-за смешения им названия неизвестного с Мадагаскара *Formicaleo lituratus* Navás, 1912, синонима *D. diversus*, с *Creagris litteratus* Navás, 1906, указанным с Мадагаскара Э. Гандшином (Handschin, 1963) с опечаткой в видовом названии как *Creoleon literatus* Navás, 1906.

В трибе *Neuroleontini* центральный, самый богатый видами (около 130) род в фауне Старого Света – *Neuroleon*; 3 из них (*N. basilineatus* Fraser, 1952, *N. macilentus* и *N. pauliani* Auber, 1957) известны только с Мадагаскара. *Neuroleon seyrigi* (Navás, 1933), описанный из Кении в роде *Neeles* Navás (Navás, 1933 : 242) и ошибочно отнесенный к *Hagenomyia* (Whittington, 2002 : 383), неоднократно обнаруживался на Мадагаскаре. Возраст эндемизма видов рода *Neuroleon* при его слабой изученности датировке не поддается. Монотипический род *Neguitus* Navás, 1912 описан с Мадагаскара (Navás, 1912c); впоследствии *Neguitus calcaratus* Navás, 1912 был обнаружен в Мозамбике, куда, возможно был занесен. Вероятно, этот род следует относить к совре-

менным автохтонным эндемиком, сформировавшимся после голоценового проникновения на остров предка из рода *Neuroleon*.

В единственном роде *Creoleon* трибы *Creoleontini* из Старого Света известны как виды с очень широким распространением, включающим Мадагаскар (*Creoleon mortifer* s. l., *C. nubifer* (Kolbe, 1897), *C. africanus* (Rambur, 1842)), так и обитающий за пределами острова лишь в близлежащей части Восточной Африки *C. pretiosa* (Banks, 1911). Только один вид, *Creoleon tenuatus* (Fraser, 1951), считается эндемиком Мадагаскара.

Отмеченный в составе рода *Formicaleo* (понимание которого авторами бывало очень различным) для Мадагаскара и Мозамбика Г. ван дер Вилем (Weele, 1907b) преимущественно сахаро-гуранский *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842) явно проник на эти территории из палеарктической Африки по интразональным квазипустынным биотопам во время климатического кризиса в позднем миоцене (Kovalev, 1995). Виды, имеющие палеаркто-афротропическое распространение, *C. nubifer* (Kolbe, 1897) и *C. mortifer*, помимо Мадагаскара встречены на островах Мафия и Ассампшен в Мозамбикском проливе, т. е. проникали на Мадагаскар, как и на соседние острова, с континента и в более позднее время.

Среди широко распространенных видов рода *Pseudoformicaleo* Weele, 1909 мадагаскарский эндемик *Ps. olsoufieffi* (Navás, 1934) мной рассматривается как валидный вид. Вероятно, он сформировался как эндемик острова в результате длительной островной изоляции от предкового ориентально-австралийского *Ps. nubecula* (Gerstaecker, 1885), проникшего из Австралии и Явы не только на юг Палеарктики (Япония, Китай – провинция Фуцзянь), но и в Афротропическое царство, образовав самостоятельный вид на Мадагаскаре.

Эндемичный монотипический род *Lybekius* включает вид с типом крылового рисунка, известным у *Nicarinus poecilopterus* (Stein, 1863) и *Pseudoformicaleo gracilis* (Klug, 1834) из близких родов (Khabiev, Krivokhatsky, 2014); среди их общих восточно-гондванских предков следует искать и истоки рода *Lybekius*.

Муравьиные львы подсем. *Nemoleontinae* берут начало от *Glenurinae*, основными отличиями от которых у немалеонтин представляются продольный рисунок пронотума и слитые в двузубую вилку парамеры гениталий самца. В обоих подсемействах есть трибы с таким современным распространением конвергентно возникших существенных признаков, которое возможно объяснить лишь общим гондванским происхождением. Например, неотропическая триба *Dimarellini* Markl, 1954 и афротропическая *Obini* Markl, 1954 из *Glenurinae* характеризуются параллельными ветвями секторальной и кубитальной развилки переднего крыла, как и рассматриваемые нами широко распространенные в Старом Свете *Creoleontini* Markl, 1954 из подсем. *Nemoleontinae*.

Промежуточное состояние кубитальной развилки (острый угол) имеют представители австралийской трибы *Protoplectrini* Tillyard, 1916 (New, 1985) из гленурин. В эту же трибу Т. Нью помещал *Pseudoformicaleon nubecula* (Gerstaecker, 1885) с похожей достаточно острой развилкой, но с параметрами немалеонтинного типа из принимаемой мной (Кривохатский, 1998) трибы *Pseudoformicaleontini* Hölzel, 1987.

Ветви сектора параллельны также у *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 и *Callistoleon* Banks, 1910 трибы Myrmeleontini Latreille, 1802 в подсем. Myrmeleontinae (Кривоухатский, 1994). У ископаемых же мирмелеонтоидов других семейств такой признак неизвестен.

Возможности формирования параллельных ветвей сектора и кубитальной развилки появились в основном филогенетическом стволе Myrmeleontidae до разделения их на бимоторных и переднемоторных, а у последних этот признак возникал на ранних этапах эволюции и закрепился в таксонах более высокого ранга, чем род.

Dimarellini и Obini (Glenurinae) могли дивергировать от общего предка 120–105 млн лет назад, когда Южная Америка отделилась от Африки, а в дальнейшем на обоих континентах обе трибы претерпели адаптивную радиацию. Представители трибы Creoleontini приобрели параллельные ветви сектора и кубитальной развилки и отделились от трибы Distoleontini, сохраняющей базальное состояние признаков жилкования в составе Nemoleontinae, значительно позже, в палеоцене–эоцене, 60–50 млн лет назад в условиях субтропического климата на территории Древнего Средиземноморья.

#### Подсем. MYRMELEONTINAE Latreille, 1802

Всесветно распространенное подсемейство бимоторных муравьиных львов с 3 трибами, лишь одна из которых представлена на Мадагаскаре.

#### Триба MYRMELEONTINI Latreille, 1802

Эта триба муравьиных львов основного филогенетического ствола с личинками, строящими воронки, распространена всесветно. Триба включает 11 родов, 3 из которых известны на Мадагаскаре.

#### Род MACROLEON Banks, 1909

Типовой вид: *Myrmeleon validus* McLachlan, 1894.

В роде *Macroleon* известны 7 видов из Афротропической области. После описания рода сам Н. Бэнкс предложил снизить его статус до подрода в составе *Myrmeleon*, но комбинация *Macroleon validus* использовалась вплоть до последнего времени (Navás, 1935; Fraser, 1951a, 1951b; Handschin, 1963; Whittington, 2002; Abraham, Dobosz, 2011) и принимается мной.

В коллекции ЗИН есть 3 вида этого рода, в том числе типовой с Мадагаскара.

Н. Пенни (Penny, 2004) указывал для Мадагаскара (также в составе рода *Myrmeleon*) *Macroleon quinquetaculatus* (Hagen, 1853), распространенный кроме того в Буркина-Фасо, Нигерии, Мали, Зимбабве, Мозамбике и Йемене. В коллекции ЗИН 2 экз. этого вида есть из Буркина-Фасо (1 ♂, 1 ♀, Poundou, Haute Volta, Afr. Occ. Fr., XI, 23 X 1927, Олсуфьев).

Другой вид из этого рода, эндемик Мадагаскара *Formicaleo madagascariensis* Weele, 1908, в каталоге Л. Стэнге был переведен в род *Myrmeleon*, а здесь переносится в род *Macroleon*.

[*Macroleon madagascariensis* (Weele, 1908), comb. n.

Мне в натуре вид не известен, однако, судя по фотографии в первоописании, типовой экземпляр определенно нужно отнести к роду *Macroleon*.]

#### 15. *Macroleon validus* (McLachlan, 1894).

– *Myrmeleon validus* McLachlan, 1894 : 515; Weele, 1907b : 273; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 337.

– *Macroleon validus* (McLachlan): Banks, 1909 : 4 (типовой вид); Navás, 1935 : 46; Fraser, 1951a : 356; 1951b : 1097; Handschin, 1963 : 225; Whittington, 2002 : 383; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 117.

Материал. **Madagascar.** *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♂, Fianar, Ranomafana Natn. Park, Talatakely, at light, 21°15.50' S, 47°25.46' E, 900 m, 24.IV.1998, C. E. Griswold et al. leg.; CASENT 3004212, N. Penny det. Экземпляр получен в обмен от Н. Пенни.

Распространение. Мадагаскар, Сенегал.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. *Myrmeleontinae*

Подсем. *Myrmeleontinae* на Мадагаскаре представлено относительно бедно: отмечено 7 видов из 3 родов номинативной трибы.

Муравьиные львы основного филогенетического ствола, преимущественно обитатели прибрежных дюн и пляжей, используют характерный тип расселения по рекам и океанам в коконах и по воздуху на стадии имаго, обозначенный как «фэн-шуй тип» (Кривохатский, Каверзина, 2012) и особенно частый у видов рода *Myrmeleon*. Один из них, трансафриканский *Myrmeleon obscurus* Rambur, 1842, заселяет весь континент, все африканские побережья, восточные острова, включая Мадагаскар, и, видимо, находится в постоянном межпопуляционном обмене. Мадагаскарский материал по этому виду я частично обработал в коллекции Музея Верхней Силезии: «In Coll. USMB: Prov. Mahajanga, Ambodimanga env., Nov 14–16 1995 1 ♂ leg. J. Stolarczyk (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/791); Mahajanga env., Mahajanga distr., 1–10.12.1996 1 ♂ ad lucem, leg. Ivo Jeniš (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/951)»; эти данные опубликованы (Ábrahám, Dobosz, 2011) Два других эндемичных мадагаскарских вида *Myrmeleon buyssoni* Weele, 1907 и *M. torquatus* Navás, 1914a, вероятно, были занесены на остров однажды и давно, их видовой статус никем не оспаривается.

Мадагаскарские представители небольшого афротропического рода *Macroleon* сохраняют примитивные черты трибы *Myrmeleontini* – плезиоморфный мирмелеонтинный тип строения гениталий, личинки, строящие воронки, и крупные размеры тела.

Несмотря на то, что подкрепленный палеонтологическим материалом олигоценовый возраст среди современных настоящих мирмелеонтин показан пока только для центральноамериканской трибы *Porrerini* Navás, 1913 с ископаемым *Porrerus dominicanus* Poinar et Stange, 1996 из доминиканского янтаря, следует предполагать по крайней мере гондванское происхождение представителей трибы *Myrmeleontini*; во всяком случае, потомки их древнейших крупных представителей расселились на осколках Гондваны: афротропический лесной гигант (Prost, 2010) с размахом крыльев до 100 мм, *Megistoleon ritsemae* (Weele, 1907), и богатые видами роды *Macroleon* (Афротропическое царство, включая Мадагаскар) и *Baliga* Navás, 1912 (Ориентальное

царство, Австралия). Еще один род муравьиных львов крупных и средних размеров, *Hagenomyia* Banks, 1911, распространен в Афротропическом царстве, и его представитель *H. tristis* (Walker, 1853) с большим ареалом проник на Мадагаскар (Penny, 2004). Предположения о месте происхождения *Macroleon validus*, известного кроме Мадагаскара также из Сенегала, пока не выдвигаются, однако очевидно, что эндемик острова *M. madagascariensis* – его дочерний таксон.

#### Подсем. MYRMECAELURINAE Esben-Petersen, 1919

В этом подсемействе бимоторных муравьиных львов выделяют 3 трибы, одна из которых, Isoleontini Hölzel, 1969, южнопалеарктическая, а у Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919 и Nsoleontini Markl, 1954 распространение преимущественно афро-палеарктическое. Только в последней трибе есть виды, найденные на Мадагаскаре.

#### Триба NESOLEONTINI Markl, 1954

Триба включает афро-ориентально-палеарктический род *Cueta* Navás, 1911 с 75 видами и 3 компактных рода из Старого Света. Для Мадагаскара указывались 7 видов рода *Cueta*, в коллекции ЗИН они представлены только сборами В. М. Гнездилова.

#### Род CUETA Navás, 1911

Типовой вид: *Cueta trilineata* Navás, 1911.

Род распространен в южной части Палеарктики, в островной и континентальной частях Ориентального царства и в Афротропическом царстве, включая Мадагаскар. По облику и наружным морфологическим признакам самки представителей разных видовых групп этого рода часто неотличимы, а внешне сходные виды могут относиться к группам с разными типами строения гениталий самцов (Hölzel, 1972, 1983).

#### 16. *Cueta gracilis* Navás, 1924.

– *Cueta gracilis* Navás, 1924 : 104; Stange, 2004 : 286; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 25 (как синоним *Cueta indefinita* Navás, 1914).

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, 1 ♀, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 22°04.564' S, 45°19.643' E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Мадагаскар.

Таксономические замечания. Отличается от более обыкновенного в сборах В. М. Гнездилова *C. indefinita* Navás выраженным тонким бурым крестообразным пятном между антеннами и меньшим числом пресекторальных жилок в обоих крыльях (9–11 против 12–14). Именно по этим признакам мной отнесена самка к *C. gracilis*, описанному по единственному самцу.

Единственный самец *Cueta gracilis* в нашей серии из массива Макай отличается короткими эктопроктами на вытянутом брюшке, которое превосходит по длине крылья. Этим он отличается от известных мне и Л. Абрахаму (Ábrahám, Dobosz, 2011; Ábrahám, Giacomino, 2020) экземпляров *C. indefinita* с коротким брюшком и короткими эктопроктами, а также от дважды указанного для Мадагаскара (Fraser, 1953 : 1526; Penny, 2004 : 666) *C. pallens* (Klug, 1834) с длинным брюшком и длинными эктопроктами самца.

Еще один вид, *Cueta externa* Navás, 1914b : 104, синонимизируемый Л. Абрахамом и М. Жакомино (Ábrahám, Giacomino, 2020) вместе с *C. gracilis* с *C. indefinita*, который приводился для Мадагаскара после описания несколько раз как самостоятельный вид (Navás, 1933 : 208; 1935 : 47; Handschin, 1963 : 224; Whittington, 2002 : 381; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 286), я не могу синонимизировать ни с *C. gracilis*, ни с *C. indefinita*, поскольку у его голотипа голова утрачена и, хотя в описании экземпляра считается самцом, судя по фотографии (Ábrahám, Giacomino, 2020, fig. 7), в действительности это самка.

#### 17. *Cueta indefinita* Navás, 1914.

– *Cueta indefinita* Navás, 1914b : 103; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 287; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (с синонимами *Cueta gracilis*, *C. simplicior*, *C. pilosa* и *C. externa*).

– *Cueta simplicior* Navás, 1934 : 51; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (как синоним *Cueta indefinita*).

– *Cueta pilosa* Navás, 1934 : 52; 1936 : 101; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 291; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (как синоним *Cueta indefinita*).

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, 3 ♀, Massif du Makay, forêt d'Antsoha, 257 m, 21°35.759' S, 45°06.811' E, 10.I.2011 (V. M. Gnezdilov). *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♀, Ranohira, 22°33.434' S, 45°24.944' E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Оман, Мадагаскар.

Таксономические замечания. Для *C. indefinita* в ревизии Л. Абрахама и М. Жакомино была установлена синонимия 4 названий, притом что у типовых экземпляров – самцов *C. gracilis*, *C. simplicior* и *C. pilosa* гениталии не изучались из-за отсутствия вершинной части брюшка, а типовые экземпляры *C. externa* и *C. indefinita* – самки.

### Обзор мадагаскарской фауны подсем. Мургеселуринэ

В этом подсемействе бимоторных муравьиных львов лишь род *Cueta* представлен на Мадагаскаре. Наибольшее число их привел в своем мадагаскарском списке Н. Пенни (Penny, 2004 : 666). 3 вида описаны как эндемики острова (*Cueta externa*, *C. gracilis* и *C. indefinita*), а 2 – с широким средиземноморско-восточноафриканским распространением (*C. klugi* Hölzel, 1982, *C. pallens* (Klug, 1834)), при этом неоднократное указание для Мадагаскара *C. klugi*, по мнению Л. Абрахама и М. Жакомино (Ábrahám, Giacomino, 2020), требует подтверждения. Близкие трудноразличимые эндемичные виды в той же работе предлагалось объединить в один сборный вид *Cueta indefinita*, однако здесь мной подтверждено существование на острове двух (возможно, даже трех) самостоятельных видов. Об их родстве с другими представителями рода без серийного изучения гениталий и использования новых, молекулярных методов исследования говорить преждевременно. В качестве наиболее сходного внешне кандидата на родство можно рассматривать предка аравийско-средиземноморской группы видов *C. virgata* (Klug, 1834 : tabl. 38, fig. 2) и *C. omana* Hölzel, 1983 : 219. Название еще одного эндемика Мадагаскара, *C. pilosa* Navás, 1934, оказалось преокупированным *C. pilosa* Navás, 1917 из Вьетнама, что указано в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004 : 291).

В юре на мировой суше появились первые длиннокрылые предки надсем. *Myrmeleontoidea* (Rasnitsyn, Quicke, 2002). В мелу возникли и достигли расцвета семейства *Babinskaiidae* Martins-Neto et Vulcano, 1989, *Araripeneuridae* Martins-Neto et Vulcano, 1989 и *Palaeoleontidae* Martins-Neto, 1992 (Кривохатский, 1999; Menon, Makarkin, 2008; Макаркин, 2016; Makarkin et al., 2017, 2018), ископаемые родственные семейства муравьиных львов из *Myrmeleontoidea* (Кривохатский, 1999; Макаркин, 2016). Одно из этих семейств первоначально было описано в ранге подсем. *Babinskaiinae* сем. *Nymphidae* sensu Martins-Neto et Vulcano, а два – как подсемейства в составе сем. *Myrmeleontidae*; в таком качестве они были включены в каталог муравьиных львов Л. Стэнге (Stange, 2004), что поддерживают и некоторые палеонтологи (Lu et al., 2019).

В непосредственной близости от Мадагаскара ни меловых, ни более поздних отпечатков мирмелеонтоидов обнаружено не было, а ископаемые кайнозойские представители двух современных подсемейств сем. *Myrmeleontidae* описаны только из Нового Света (Poinar, Stange, 1996; Makarkin, 2017).

Скудость палеонтологических находок не может быть компенсирована результатами молекулярно-генетических исследований *Myrmeleontidae*, которые направлены на другие проблемы и не охватывают необходимые таксоны.

Я предполагаю, что уже в меловом периоде территорию Западной и Восточной Гондваны со всеми примыкающими островами и архипелагами населяли представители почти всех известных современных подсемейств сем. *Myrmeleontidae* и гипотетические предки многих мадагаскарских муравьиных львов.

История фауногенеза мадагаскарских муравьиных львов в этой статье дается как интеграция филогенетических реконструкций изученных таксонов этого семейства, составляющих современную фауну, на фоне общей картины распада Гондваны и изменений климата вокруг формировавшегося Индийского океана.

Согласно реконструкциям палеогеографии К. Скотиза (Scotese, 2016) и палеоклимата А. Буко и др. (Boucot et al., 2013; см. также McLoughlin, 2001), интересующие нас трансформации укладываются в следующую схему.

Морской залив, существовавший в перми и триасе между Индией с Мадагаскаром и Африкой, в середине юры (~175–165 млн лет назад) стал проливом и разделил Гондвану на Западную (Южная Америка + Африка) и Восточную. Судя по литологическим признакам, в Западной Гондване преобладал субтропический аридный климат, в Восточной – теплоумеренный (включая субтропический влажный). В конце юры – начале мела (~150–140 млн лет назад) Мадагаскар сохранял контакт с Африкой. В раннем мелу (~130–120 млн лет назад) Восточная Гондвана разделилась на Антарктиду, Австралию и блок Индигаскар (Индия + Мадагаскар). С расколом Западной Гондваны и образованием Атлантического океана к концу раннего мела (~120–105 млн лет назад) в Южной Америке и Африке восстановилась зона влажного тропического климата. В позднем мелу (~95–85 млн лет назад) Индия и Сейшельские острова отделились от Мадагаскара, Индия двинулась на север, в эоцене (~45 млн лет назад) достигла Азии и пристыковалась к континенту, образовав полуостров Декан. С середины

позднего мела для Мадагаскара реконструируется аридный климат, а в среднем и позднем эоцене – влажный тропический.

В общей картине уникального биоразнообразия и островного эндемизма (Goodman, Benstead, 2005) современный уровень видового эндемизма сетчатокрылых на Мадагаскаре составляет 73 %. Среди муравьиных львов уровень эндемизма окончательно не определен; он значительно меньше половины общего видового состава, однако в сем. *Myrmeleontidae* есть группы эндемичных родственных видов, отмечен эндемичный монотипический подрод в роде *Palparellus* (*Palpagretus* subgen. n.), эндемичные монотипические роды *Madagascarleon*, *Doblina* и *Lybekius*, вероятно, сборный род *Visca* и триба *Voltorini* с единственным эндемичным видом. Ряд субэндемичных автохтонных видов вторично расселился с Мадагаскара на другие острова и в Восточную Африку.

Большинство видов из родов *Syngenes*, *Centroclisis*, *Neuroleon*, *Creoleon*, *Myrmeleon* и *Cueta* оказались общими со всем африканским континентом преимущественно с Восточной Африкой, что не противоречит включению мадагаскарского выдела в состав Афротропического зоогеографического царства (Кривохатский, 1998), в котором Мадагаскарская область представлена Мадагаскарской, Сейшельской, Коморской, Маскаренской и Занзибарской провинциями. Некоторые виды из этих родов сформировали группу молодых, четвертичных эндемиков и субэндемиков острова. Среди видов, отмеченных на Мадагаскаре, помимо эндемиков острова есть широко распространенные по африканскому континенту виды (*Centroclisis felina*, *C. maillardi*, *Cymothales bouvieri*, *Myrmeleon obscurus*, *Creoleon nubifer*) и виды с более широкими афро-южно-палеарктическими ареалами (*Creoleon mortifer*, *C. africanus*).

Кроме заселения Мадагаскара видами с континента по воздуху и воде, ведущего к расширению их ареалов, древнее и даже современное неоднократное проникновение африканских видов на остров приводило к изоляции с последующим видообразованием. Так, прослеживается недавнее, в четвертичном периоде, проникновение единого предка группы *Palpares insularis–tristis* из Африки с дальнейшим образованием на острове эндемичных видов *P. insularis* и *P. amitinus*.

Похожим образом возникли, видимо, и другие эндемичные виды рода *Palpares* и столь же крупные представители группы *Centroclisis maillardi*, включающей сходные между собой виды, отделившиеся от панафриканского *C. distincta*. Последний вид, распространенный ныне по палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, включая Маскаренские острова, следует считать предковой формой всех обитающих на Мадагаскаре видов этого рода. В отличие от крупных особей *C. distincta* и *C. felina* с тяжелым полетом, обычных на материке и попавших на Мадагаскар случайно, при катастрофических штормах, популяции их молодых, более мелких и легких потомков, субэндемиков *C. maillardi* и *C. rixosa*, переносились муссонами через Мозамбикский пролив и регулярно попадали на Мадагаскар, а также широко заселили африканское побережье и соседние острова. Сходным образом образовались эндемики острова *Centroclisis lanosa*, *C. dyscola* и *C. superba*.

К современным автохтонным эндемикам острова относится и близкий к *Neuroleon* монотипический род *Neguitus* с субэндемичным видом *Neguitus calcaratus*, возникшим, вероятно, на Мадагаскаре от предка из рода *Neuroleon*, попавшего с муссонами на остров в олигоцене–голоцене и позже проникшим на континент в Мозамбик, куда можно предположить его занос штормом.

Для ряда пальпарин и других самых крупных представителей фауны Мадагаскара предполагается более древнее, палеогеновое, если не меловое, происхождение и их вселение на остров. Очевиден плезиоморфный характер гигантизма мирмелеонтоидных сетчатокрылых, ярко проявляющийся у представителей вымершего сем. *Paleoleontidae* Martins-Neto, 1992 и у большинства видов базальных подсемейств основного ствола современных *Myrmeleontidae*: *Dimarinae* Navás, 1914, *Stilbopteryginae* Weele, 1908, *Palparinae*, *Pseudimarinae* Markl, 1954, *Echthromyrmicinae* Markl, 1954, *Acanthaclisinae*. В основном филогенетическом стволе муравьиных львов происходит кардинальное уменьшение размеров крыльев, причем эти изменения наблюдаются в обеих ветвях – переднемоторных и бимоторных муравьиных львов – также и в фауне Мадагаскара. Плезиоморфно крупные и средних размеров муравьиные львы представлены как среди бимоторных (*Afroleon* Navás, 1927, *Baliga*, *Callistoleon* Banks, 1910, *Hagenomyia* Banks, 1911, *Macroleon*, *Megistoleon* Navás, 1931), так и среди переднемоторных (*Cymothales*, *Episalus* Gerstaecker, 1885, *Ripalda* Navás, 1915, *Thaumatoleon* Esben-Petersen, 1920, *Banyutus* Navás, 1912, *Feinerus* Navás, 1919, *Voltor*) муравьиных львов мировой фауны; однако большая часть видов в этих прогрессивных подсемействах – небольшие и мелкие.

Гондванское происхождение предполагается для самых крупных представителей эндемичной и субэндемичной фауны Мадагаскара, *Crambomorphus grandidieri* McLachlan, *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe), из эндемичного подрода *Palpagretus* subgen. n., а также для монотипической трибы *Voltorini* с единственным родом *Voltor*.

Другие гондванские эндемики относятся к среднему размерному классу: эндемичный монотипический род *Lybekius* Navás сформировался в истоках трибы *Pseudoformicaleontini* на Восточной Гондване.

Ориентальные корни мадагаскарского эндемизма и происхождение эндемичных родов *Madagascarleon* и *Doblina* связываются с поэтапным распадом блоков Восточная Гондвана и Индигаскар в меловом периоде. Субэндемичные виды рода *Syngenes* определенно закрепились на Мадагаскаре и в Индии при расхождении этих двух фрагментов Индигаскара в середине позднего мела. Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber) и *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) имеют более глубокие, австрало-индонезийские корни.

Таким образом, фауна Мадагаскара складывается из двух компонентов.

Первый – это преобразованная гондванская фауна, сохранившаяся на острове, как на осколке Гондваны, сначала входившем в состав Восточной Гондваны, а потом – Индигаскара. Благодаря длительности изоляции эта фауна представлена исключительно эндемичными и автохтонными субэндемичными таксонами разного ранга. Нестрогий эндемизм связан с современными процессами расселения адвентивных субэндемиков. Так, *Neguitus calcaratus*, вероятно, в коконах доплыл до африканского континента через Мозамбикский пролив, а проникновение *Palparellus voeltzkowi* с Мадагаскара на соседний о. Европа можно связать только со случайным заносом.

Второй, основной компонент мальгашской фауны – это разновозрастные вселенцы, преодолевшие водные преграды по воздуху или по воде. Они характерны для прибрежных и островных океанических фаун муравьиных львов, зависящих в своем существовании от погодных условий (муссоны, пассаты, штормы) и таких проявлений активности земной коры, как цунами и вулканическая деятельность (Кривохатский,

Каверзина, 2012). В результате локальных или глобальных катастроф коконы, смытые в воду, переносятся на малые или большие расстояния, в то время как имаго, подхваченные ветровыми потоками, переносятся регулярными муссонами или периодическими ураганами.

Последний этап пополнения фауны Мадагаскара – голоценовый, в это время здесь отмечены ветровой занос летающих муравьиных львов многих видов с муссонами из континентальной Африки на остров через Мозамбикский пролив и, частично, занос волнами коконов, смытых непогодой в воду. Такое явление было обозначено ранее как «фэн-шуй тип расселения» (Кривохатский, Каверзина, 2012). Благодаря ему на Мадагаскаре появились *Palpares pardaloides*, *Creoleon aegyptiacus*, *C. nubifer*, *C. mortifer*, *Myrmeleon obscurus*.

Наиболее вероятным вариантом ветрового заноса с материка на острова у восточного побережья можно назвать перенос с муссонами, которые в Восточной Африке приходятся на ноябрь–май, а известные мне сборы имаго этих видов сделаны именно в зимний период. Расселение муравьиных львов с Мадагаскара на материк и соседние острова менее вероятно в связи с отсутствием циклических восточных ветров.

Некоторые популяции таких регулярно заносимых на остров видов обмениваются особями с материковыми популяциями, и тогда специалисты считают конспецифичными мадагаскарские и материковые популяции даже таких полиморфных видов, как *Creoleon mortifer*. Другие популяции, оказавшись в изоляции, в зависимости от темпов эволюции достигли заметных морфологических различий от видового до более высокого таксономического уровня, вплоть до родового. К ним относятся видовые группы *Palpares insularis* и *Centroclisis maillardi*, ставшие результатом адаптивной радиации на острове. Наивысшего таксономического обособления достигли на острове эндемичные роды *Lybekius*, *Neguitus*, *Doblina*, *Madagascarleon*, *Visca* и триба *Voltorini* с единственным эндемичным видом.

Ветровой и волновой («фэн-шуй») процесс заселения Мадагаскара еще не закончился. В нынешнем веке при разбалансировке климата и активизации сейсмической активности в районе Индийского океана цунами, ураганы и смерчи продолжают расселение муравьиных львов в регионе, и новые виды, вероятно, пополнят фауну Мадагаскара, предположительно, из Ориентального царства.

Муравьиные львы стали второй группой насекомых, в которой показана ориентальная экспансия (например *Creoleon mortifer parallelus*) в Мадагаскарскую зоогеографическую область. Уже доказаны ориентальное происхождение и, по-видимому, молодой возраст фауны цикадовых сем. Issidae Маскаренских островов (Gnezdilov, 2009). Однако сейчас благодаря деятельности муссонов и уости Мозамбикского пролива заносные виды муравьиных львов представляют на Мадагаскаре преимущественно адвентивную африканскую континентальную фауну.

Связи с современными фаунами Южной Африки или Индостана у мадагаскарских муравьиных львов менее выражены, чем, например, у ручейников (Moog, Ivanov, 2008), поскольку сем. Myrmeleontidae сформировалось лишь к меловому периоду, его начальная эволюция документально не отражена, а современная фауна Мадагаскара представляет собой преимущественно конгломерат разновозрастных афротропических и ориентальных вселенцев, их потомков и неоэндемиков, попавших на остров по воздуху и по воде.

Количество перечисленных выше обитателей Мадагаскара с родственниками в Капской области или на Декане не умаляет прочность связи Мадагаскара с ближайшей Восточной Африкой. М. Манселл (Mansell, 1990), в частности, в составе южноафриканской фауны муравьиных львов одним из трех компонентов называет восточноафриканский (Eastern faunal component), в составе которого перечисляет виды, зарегистрированные на Мадагаскаре.

Многие энтомологи, в том числе И. К. Лопатин (1980), рассматривали Мадагаскарский зоогеографический выдел в одном ранге вместе с Эфиопским и Индо-Малайским (как область). В зоогеографическом районировании мировой фауны *Murmeleontidae* (Кривохатский, 1998) я придерживался районирования П. П. Второва и Н. Н. Дроздова (Второв, Дроздов, 1978) и включал Мадагаскарскую область в состав Афротропического зоогеографического царства. М. Удварди (Udvardy, 1975) в Афротропическом царстве выделял на острове биогеографическую провинцию Мальгашских дождевых лесов. Р. Ом и Г. Гёльцель (Ohm, Hölzel, 1998), рассматривая фауну *Neuroptera*, кроме о. Мадагаскар включали в состав Мадагаскарской зоогеографической подобласти также соседние архипелаги (Коморские, Маскаренские и Сейшельские острова), оставляя при этом прибрежные острова Занзибар и Мафия в составе восточноафриканского выдела, принимая границы между ними по схеме И. К. Лопатина. Теперь есть все основания для расширения Мадагаскарской области Афротропического зоогеографического царства и включения в нее всех островов Мозамбикского пролива. Таким образом, предлагается следующая иерархическая зоогеографическая схема.

Афротропическое царство (Afrotropical Realm)

Мадагаскарская область (Madagascan Region):

Занзибарская провинция (Zanzibar Province),

Коморская провинция (Comoros Province),

Мадагаскарская провинция (Madagascan Province),

Сейшельская провинция (Seichelles Province),

Маскаренская провинция (Mascarene Province).

Предложенное М. Удварди (Udvardy, 1975) наименование «провинция Мальгашских дождевых лесов (Malagasy Rain Forest Province)» я предлагаю оставить для подпровинции на территории Мадагаскара в полном соответствии с картой, приведенной в его работе (р. 25, 26). Однако зоогеографическое районирование Мадагаскара – дело будущего; сведения о редких встречах редких видов муравьиных львов до сих пор фрагментарны.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды и даже роды муравьиных львов встречаются на Мадагаскаре локально и спорадично, из-за чего коллекции разных сборщиков неодинаковы по составу. Крупные виды из *Palparinae* и *Acanthaclisinae* представлены преимущественно в старых коллекциях. Коллекция ЗИН значительно отличается от коллекций других музеев прежде всего из-за отсутствия опыта у российских сборщиков в коллектировании сетчатокрылых в тропиках. Этим объясняется, например, отсутствие в их сборах видов энде-

мичного рода *Visca*, которые в материалах других сборщиков обычно представлены сразу несколькими видами.

Обращает на себя внимание уменьшение размерной категории особей в сборах от эпохи географических открытий до наших дней. Так, среди Palparinae гигантские *Palparellus voeltzkowi* и *Crambomorphus grandidieri* коллекции ЗИН были собраны на рубеже XIX и XX веков, а менее крупные представители рода *Palpares* – в начале XXI в.

Муравьиные львы Мадагаскара в коллекции Зоологического института представлены 17 видами; еще по двум десяткам видов, известных с острова, в коллекции есть материал лишь из других стран. К этому материалу был применен обычный инструментарий систематика-эволюциониста и более чем вековой багаж таксономических исследований сборов Мугмеонтиде, привозимых с Мадагаскара, в публикациях, начиная с работы Р. Мак-Лахлана (McLachlan, 1894). На основании обзора опубликованных списков объем современной фауны острова можно оценить более чем в 70 видов, эндемичных и субэндемичных (около трети) и широко распространенных. Незначительная ее часть, реликтовые палеогеновые эндемики возраста 130–150 млн лет, сохранилась на острове с тех пор, как он входил в состав Гондваны и постепенно отделяющихся ее частей. Появление других видов, в том числе адвентивных эндемиков, происходило преимущественно с неогена; этой части фауны не более 20 млн лет. Молодые, преобладающие в составе фауны виды имеют по большей части африканские зоогеографические связи, и мы рассматриваем фауну муравьиных львов острова в границах Мадагаскарской провинции Мадагаскарской области Афротропического зоогеографического царства.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен замечательным сборщикам В. М. Гнездилову (С.-Петербург) и А. А. Ластухину (Чебоксары), чьи недавние специальные сборы на Мадагаскаре подвигли меня на обработку коллекций этой замечательной фауны.

В процессе обмена я получил некоторые экземпляры от известных нейроптерологов Джона Освальда (John D. Oswald, Texas A & M University, College Station, Texas, U.S.A.) и Лайонела Стэнге (L. A. Stange (1935–2020), Florida State Collection of Arthropods, Gainesville, Florida, U. S. A.). Я хочу также отдать дань уважения и памяти Норману Пенни (Normann Penny (1946–2016), San Francisco, U. S. A.), познакомившему меня с коллекцией мадагаскарских муравьиных львов в Музее естественной истории Калифорнийской академии наук в 2002 г. От ушедшего в 2000 г. нейроптеролога Вильяма Хинда (W. R. B. Hynd, United Kingdom) я получил небольшие сборы с островов Мозамбикского пролива. А. Ф. Емельянов (ЗИН РАН) и Д. Е. Щербаков (ПИН РАН) любезно консультировали меня в вопросах палеогеографии.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы ЗИН № АААА-А19-119020690082-8.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Второв П. П., Дроздов Н. Н. 1978. Биогеография. М.: Просвещение, 270 с.  
Кривохатский В. А. 1994. Личинки муравьиных львов рода *Euroleon* E.-P. (Neuroptera, Мугмеонтиде). Известия Харьковского энтомологического общества 2 (1): 49–61.

- Кривохатский В. А. 1998. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Мугмеалентиде). Доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении 3 апреля 1998 г. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Чтения памяти Н.А. Холодковского. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 3–90.
- Кривохатский В. А. 1999. Муравьиные львы (Neuroptera, Мугмеалентиде) Палеарктики (морфология, классификация, зоогеография). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 39 с.
- Кривохатский В. А. 2009. Изменчивость признака как признак на примере жилкования пресекторального поля крыла у мугмеалентоидных сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera). Труды Санкт-Петербургского общества испытателей природы. Сер. 1, т. 97, с. 5–15. (Эволюционная морфология животных. Ч. 2).
- Кривохатский В. А. 2011. Муравьиные львы (Neuroptera: Мугмеалентиде) России. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 334 с. (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим институтом РАН, вып. 174).
- Кривохатский В. А., Каверзина А. С. 2012. О необычном типе распространения у муравьиных львов (Neuroptera, Мугмеалентиде). Кавказский энтомологический бюллетень 8 (4): 254–256.
- Лопатин И. К. 1980. Основы зоогеографии. Минск: Высшая школа, 199 с.
- Макаркин В. Н. 2016. Удивительное разнообразие меловых сетчатокрылых (Neuroptera). В кн.: С. Ю. Стороженко (ред.). Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова, вып. 27. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, с. 27–47.
- Ábrahám L., Dobosz R. 2011. Ant-lion and owl-fly fauna of Madagascar. *Natura Somogyiensis* 19: 109–138.
- Ábrahám L., Dobosz R., Tryzna M. 2012. A new *Visca* sp. from Madagascar (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Natura Somogyiensis* 22: 103–110.
- Ábrahám L., Giacomino M. 2020. A little known and synonym ant-lions 2. (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Natura Somogyiensis* 34: 21–72. doi:10.24394/NatSom.2020.34.21
- Ábrahám L., van Harten A. 2014. Order Neuroptera, family Myrmeleontidae. In: A. van Harten (ed.). *Arthropod Fauna of the UAE*, vol. 5. United Arab Emirates: Department of the President's Affairs, p. 299–333.
- Aspöck H., Hölzel H. 1996. The Neuropteroidea of North Africa, Mediterranean Asia and of Europe: a comparative review (Insecta). In: M. Canard, H. Aspöck, M. W. Mansell (eds). *Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology (2–6 May 1994, Cairo, Egypt)*. Toulouse, France: Privately printed, p. 31–86.
- Auber J. 1955. Deux nouveaux Myrmeleonides Malgaches. *Naturaliste Malgache* 7: 55–58.
- Auber J. 1956. Un *Neuroleon* nouveau de Madagascar [Neuroptera]. *Naturaliste Malgache* 8: 105–106.
- Auber J. 1957. Deux nouvelles especes de Myrmeleonides de Madagascar (Neuroptera). *Naturaliste Malgache* 9: 83–86.
- Banks N. 1899. A classification of the North American Myrmeleonidae. *Canadian Entomologist* 31: 67–71.
- Banks N. 1909. New genera and species of tropical Myrmeleonidae. *Journal of the New York Entomological Society* 17: 1–4.
- Banks N. 1910. Myrmeleonidae from Australia. *Annals of the Entomological Society of America* 3: 40–44.
- Banks N. 1911. Notes on African Myrmeleonidae. *Annals of the Entomological Society of America* 4: 1–29.
- Banks N. 1913a. Notes on African Myrmeleonidae. *Journal of the New York Entomological Society* 21: 149–157.
- Banks N. 1913b. The neuropterous genus *Palpares*. *Annals of the Entomological Society of America* 6: 171–195.
- Banks N. 1927. Revision of the Nearctic Myrmeleonidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 68: 1–84.
- Banks N. 1940. Report on certain groups of neuropteroid insects from Szechwan, China. *Proceedings of the United States National Museum* 88 (3079): 173–220. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.88-3079.173>
- Boucot A. J., Xu Ch., Scotese Ch. R. 2013. Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. *SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology* No. 11: Map Folio. Tulsa, Oklahoma, U.S.A.
- Dobosz R., Ábrahám L. 2014. *Omoleon jeanneli*, new record from Kenya and a redescription (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Zootaxa* 3821 (1): 133–138.
- Esben-Petersen P. 1916. Notes concerning African Myrmeleonidae I. *Arkiv för Zoologi* 10 (15): 1–22.
- Esben-Petersen P. 1918. Help-notes towards the determination and the classification of the European Myrmeleonidae. *Entomologiske Meddelelser* 12: 97–127.
- Esben-Petersen P. 1920. Revision of some of the type-specimens of Myrmeleonidae, described by Navás and placed in the Vienna Museum. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 60: 190–196.
- Esben-Petersen P. 1925. New and little-known species of Neuroptera in British collections [II]. *Annals and Magazine of Natural History* 15 (9): 334–341.
- Esben-Petersen P. 1928. Neuroptera and Embiidina from Abyssinia and Somaliland. *Annals and Magazine of Natural History* (10) 1: 442–450.
- Esben-Petersen P. 1931. *Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treil von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem anglo-*

- ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. XXVII. Neuropteren. Denkschriften, Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse **102**: 201–206.
- Fraser F. C. 1951a. Notes on the Neuroptera of Madagascar. Part 2. The Myrmeleontidae and Ascalaphidae. *Memoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (A)* **5** (2): 347–357.
- Fraser F. C. 1951b. Report on a collection of Odonata and Neuroptera from Senegal. *Bulletin de l'Institut Française d'Afrique Noire* **13**: 1093–1098.
- Fraser F. C. 1952. New species of Neuroptera in the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. *Revue Française d'Entomologie* **19**: 5–64.
- Fraser F. C. 1953. Contribution à l'étude de la zone d'inondation du Niger (mission G. Remaudière 1950). I. – Odonata, Neuroptera and Mecoptera. *Bulletin de l'Institut Française d'Afrique Noire* **15**: 1523–1528.
- Fraser F. C. 1955. Nouvelles notes sur les Neuropteres de Madagascar. *Naturaliste Malgache* **7**: 127–137.
- Gerstaecker A. 1885. Vier Decaden von Neuropteren aus der Familie Megaloptera Burm. *Mitt[h]eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen* **16** (for 1884): 1–49.
- Gerstaecker A. 1888. Weitere Beiträge zur Artenkenntniss der Neuroptera Megaloptera. *Mitt[h]eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen* **19** (for 1887): 89–130.
- Gerstaecker A. 1894. Ueber neue und weniger gekannte Neuropteren aus der Familie Megaloptera Burm. *Mitt[h]eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen* **25** (for 1893): 93–173.
- Gnezdilov V. M. 2009. Revisionary notes on some tropical Issidae and Nogodinidae (Hemiptera: Fulgoroidea). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **49** (1): 75–92.
- Goodman S. M., Benstead J. P. 2005. Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx* **39** (1): 73–77.
- Güsten R. 2003. A checklist and new species records of Neuropterida (Insecta) for Tunisia. *Kaupia – Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* **12**: 129–149.
- Hagen H. A. 1853. Hr. Peters berichtete über die von ihm gesammelten und von Hrn. Dr. Hermann Hagen bearbeiteten Neuropteren aus Mossambique. Bericht über die zur Bekanntmachung Geeigneten Verhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1853: 479–482.
- Hagen H. A. 1866. Hemerobidarum synopsis synonymica. *Stettiner Entomologische Zeitung* **27**: 369–462.
- Handschin E. 1963. Beitrag zur Kenntnis der Neuropteren Fauna von Madagascar. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft (Zurich)* 1962 [1963] **35**: 211–226.
- Handschin E., Markl W. 1955. Neuropteren aus Angola. *Companhia de Diamantes de Angola, Publicações Culturais, Lisboa* **27**: 65–82.
- Hölzel H. 1972. Die Neuropteren Vorderasiens IV. Myrmeleonidae. *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland Beihefte* **1**: 3–103.
- Hölzel H. 1982. Insects of Saudi Arabia. Neuroptera: Fam. Myrmeleonidae. In: W. Wittmer, W. Buettiker (eds). *Fauna of Saudi Arabia, vol. 4*. Basel: Pro Entomologica, p. 244–270.
- Hölzel H. 1983. Insects of Saudi Arabia. Neuroptera: Fam. Myrmeleonidae (Part 2). In: W. Wittmer, W. Buettiker (eds). *Fauna of Saudi Arabia, vol. 5*. Basel: Natural History Museum, p. 210–234.
- Hynd W. R. B. 1992. On some Neuroptera recently collected in Tanzania (Insecta). In: M. Canard, H. Aspöck, M. W. Mansell (eds). *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology. Bagnères-de-Luchon, France, 1991*. Toulouse, France, p. 183–188.
- Khabiev G. N., Krivokhatsky V. A. 2014. Rare species of antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) new for the fauna of Caucasian and Middle Asian countries. *Zoosystematica Rossica* **23** (1): 122–126.
- Kimmins D. E. 1961. The Odonata and Neuroptera of the Island of Socotra. *Annals and Magazine of Natural History (ser. 13)* **3** (1960): 385–392. doi: 10.1080/00222936008651033
- Klapálek F. 1911. Zwei neue Myrmeleoniden aus Abyssinien. *Entomologische Zeitschrift (Frankfurt am Main)* **25**: 176–177.
- Klapálek F. 1913. Die bisher aus dem ostafrikanischen Inselgebiet und Mozambique bekannten Neuropteren nebst Beschreibung einiger Myrmeleoniden- und Ascalaphiden-Larven. In: A. Voeltzkow (ed.). *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903–1905. Vol. 3*. Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlungen, Nägele & Dr. Sproesser, p. 377–395.
- Klug J. C. F. 1834. *Symbolae physicae, seu icones et descriptiones Insectorum, quae ex itinere per Africam borealem et Asiam occidentalem F. G. Hemprich et C. G. Ehrenberg studio novae aut illustratae redierunt. Vol. 4*. (Genera *Myrmeleon* and *Ascalaphus*). Berlin, pls. 35, 36.
- Kolbe H. J. 1897. Neuropteren. Die Netzflügler. In: K. A. Möbius (ed.). *Die Thierwelt [Deutsch-] Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Band IV (Wirbellose Thiere)*. Berlin: Dietrich Reimer, [i] + 42 p.
- Kolbe H. J. 1906. Zur Kenntnis der Neuropterenfauna Madagaskars. *Insektenbörse* **23**: 138–140.
- Kovalev O. V. 1995. Co-evolution of the tamarisks (Tamaricaceae) and pest arthropods (Insecta: Acarina), with special reference to biological control prospects. *Proceedings of the Zoological Institute, St. Petersburg, vol. 259*, p. 1–109.

- Lu X., Hu J., Wang Bo, Zhang W., Ohl M., Liu X. 2019. New antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) from the mid-Cretaceous of Myanmar and their phylogenetic implications. *Journal of Systematic Palaeontology* **17** (14): 1215–1232. doi: 10.1080/14772019.2018.1517132
- Makarkin V. N. 2017. Oldest new genus of Myrmeleontidae (Neuroptera) from the Eocene Green River Formation. *Zootaxa* **4337** (4): 540–552. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4337.4.5>
- Makarkin V. N., Heads S. W., Wedmann S. 2017. Taxonomic study of the Cretaceous lacewing family Babinskaiidae (Neuroptera: Myrmeleontoidea: Nymphidoidea), with description of new taxa. *Cretaceous Research* **78**: 149–160. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2017.06.007>
- Makarkin, V. N., Wedmann, S., Heads, S. W. 2018. A systematic reappraisal of Araripeneuridae (Neuroptera: Myrmeleontoidea), with description of new species from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Cretaceous Research* **84**: 600–621. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.018>
- Mansell M. W. 1990. Biogeography and relationships of southern African Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). In: M. W. Mansell, H. Aspöck (eds). *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3–4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. Pretoria: South African Department of Agricultural Development, p. 181–190.
- Mansell M. W. 1996. The antlions of southern Africa (Neuroptera: Myrmeleontidae): genus *Palparellus* Navás, including extralimital species. *African Entomology* **4**: 239–267.
- Mansell M. W. 2018a. Antlions of southern Africa: genus *Crambomorphus* McLachlan, 1867, including extra-limital species (Neuroptera: Myrmeleontidae: Palparinae: Palparini). *Zootaxa* **4382** (3): 465–500. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4382.3.3>
- Mansell M. W. 2018b. Antlions of southern Africa: *Syngenes* Kolbe, 1897, with descriptions of two new species and comments on extra-limital taxa (Neuroptera: Myrmeleontidae: Acanthaclisini). *Zootaxa* **4497** (3): 346–380. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4497.3.2>
- Mansell M. W., Aspöck H. 1990. Post-symposium neuropterological excursions. In: M. W. Mansell, H. Aspöck (eds). *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3–4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. Pretoria: South African Department of Agricultural Development, p. 287–298.
- Markl W., von. 1954. Vergleichend-morphologische Studien zur Systematik und Klassifikation der Myrmeleoniden (Insecta, Neuroptera). *Verhandlungen der Naturforschende Gesellschaft in Basel* **65**: 178–263.
- Martins-Neto R. G. 1992. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. VII. Palaeoleontinae, nova subfamília de Myrmeleontidae e descrição de novos táxons. *Revista Brasileira de Entomologia* **36** (4): 803–815.
- Martins-Neto R. G., Vulcano M. A. 1989. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. II — Superfamília Myrmeleontoidea. *Revista Brasileira de Entomologia* **33**: 367–402.
- McLachlan R. 1868. New genera and species, &c., of neuropterous insects; and a revision of Mr. F. Walker's British Museum Catalogue of Neuroptera, part ii. (1853), as far as the end of the genus *Myrmeleon*. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* **9**: 230–281.
- McLachlan R. 1873. Notes sur les Myrméleonides décrits par M. le Dr. Rambur. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* **16**: 127–141.
- McLachlan R. 1894. Two new species of Myrmeleonidae from Madagascar. *Annals and Magazine of Natural History (ser. 6)* **13**: 514–517.
- McLoughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* **49** (3): 271–300. doi: 10.1071/BT00023
- Menon F., Makarkin V. N. 2008. New fossil lacewings and antlions (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Palaeontology* **51**: 149–162.
- Moor F. C. De, Ivanov V. D. 2008. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* **595** (1): 393–407. doi: 10.1007/s10750-007-9113-2
- Navás L. 1908. Neurópteros nuevos. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona 1907–1908 [1908]*. **6** (3):401–423.
- Navás L. 1909. Notas neuropterológicas. XI. Mirmeléonido nuevo de Madagascar. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* **9** (1): 71–72.
- Navás L. 1911. Notes sur quelques Névroptères. I. Insecta; publication mensuelle de la Station entomologique de la Faculté des sciences de Rennes **1**: 239–246.
- Navás L. 1912a. Bemerkungen über die Neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München. III. Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft **3**: 55–59.
- Navás L. 1912b. Insectos neurópteros nuevos o poco conocidos. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* **10** (3): 135–202.
- Navás L. 1912c. Notas sobre Mirmeléonidos (Ins. Neur.). *Brotéria (Zoológica)* **10**: 29–75, 85–97.

- Navás L. 1912d. Notes sur quelques Névroptères. IV. Névroptères d'Algérie recueillis par M. le Baron P. Surcouf. *Insecta*; publication mensuelle de la Station entomologique de la Faculté des sciences de Rennes **2**: 217–228.
- Navás L. 1913. Bemerkungen über die Neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München. V. Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft **4**: 9–15.
- Navás L. 1914a. [Neuroptera nova africana.] II series. *Memorie dell'Accademia Pontificia dei Nuovi Lincei* **32** (1): 90–99.
- Navás L. 1914b. [Neuroptera nova africana.] III series. *Memorie dell'Accademia Pontificia dei Nuovi Lincei* **32** (1): 99–108.
- Navás L. 1914c. Neuropteros nuevos de Africa. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* (3) **10**: 627–653.
- Navás L. 1923a. Algunos insectos del Museo de París. [1.a serie.] *Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza* **7** (1) (for 1922): 15–51.
- Navás L. 1923b. Quelques Myrméléonides (Ins. Névr.) d'Afrique. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* **43** (1): 143–147.
- Navás L. 1924. Algunos insectos del Museo de París. 2. a serie [IIa]. *Brotéria (Zoológica)* **21**: 99–114.
- Navás L. 1925a. Insectos exóticos nuevos o poco conocidos. Segunda [II] serie. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* **19** (3): 181–200.
- Navás L. 1925b. Insectes du Congo Belge. Série I. *Revue de Zoologie Africaines* **13**: 123–132.
- Navás L. 1926. Névroptères d'Égypte et de Palestine. 2me partie. *Bulletin de la Société [Royale] Entomologique d'Égypte* **10**: 26–62.
- Navás L. 1927. Insectos del Museo de París. 4. a serie. *Brotéria (Zoológica)* **24**: 5–33.
- Navás L. 1929a. Comunicaciones entomológicas. 11. Insectos de la Cirenaica. *Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza* **13** (1): 13–28.
- Navás L. 1929b. Neuropteros críticos. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* **9**: 113–115.
- Navás L. 1930a. Insectos de Somalia y Eritrea (Africa). *Boletín de la Sociedad Entomologica de España* **13**: 130–137.
- Navás L. 1930b. Insectos del Museo de París. 5.a série, 6.a série. *Brotéria (Zoológica)* **26**: 5–24, 120–144.
- Navás L. 1931. Insectos del Museo de París. 7.a série. *Brotéria (Zoológica)* **27**: 101–113.
- Navás L. 1933. Neuropteros exóticos [1.a serie]. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* (3) **23**: 203–216.
- Navás L. 1934. Comunicaciones entomológicas. 17. Insectos de Madagascar. Primera [I] serie. *Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza* **17** (1) (for 1933): 49–76.
- Navás L. 1935. Comunicaciones entomológicas. 18. Insectos de Madagascar. Segunda [II] serie. *Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza* **18** (1) (for 1934): 42–74.
- Navás L. 1936. Comunicaciones entomológicas. 19. Insectos de Madagascar. Tercera [III] serie. *Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de Zaragoza* **19** (1) (for 1935): 100–110.
- Needham J. G. 1913. Neuroptera, Myrmeleontidae from the Indian Ocean. *Transactions of the Linnean Society of London, Zoology (1913–1914)* **16** (2): 243–246.
- New T. R. 1985. A revision of the Australian Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). I. Introduction, Myrmeleontini, Protoplectrini. *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* **104**: 1–90.
- Ohm P., Hölzel H. 1995. Die Neuropteren der Seychellen. *Entomologisches Nachrichtenblatt, Wien (N. F.)* **2** (2/3): 3–12.
- Ohm P., Hölzel H. 1998. A contribution to the knowledge of the neuropterous fauna of the Comoros: the Neuroptera of Mayotte. In: S. P. Panielius (ed.). *Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13–16 July 1997, Helsinki, Finland)*. *Acta Zoologica Fennica* **209**: 183–194.
- Olivier A. G. 1811. *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle. Insectes*, vol. 8, pt. 1. Paris: Chez Panckoucke, p. 1–368.
- Oswald J. D., Penny N. D. 1991. Genus-group names of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of the World. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* **147**: 1–94.
- Penny N. D. 2004. Neuroptera, lacewings. In: S. M. Goodman, J. P. Benstead (eds). *Natural History of Madagascar*. Chicago: University of Chicago Press, p. 663–669.
- Poinar G. O., Stange L. A. 1996. A new antlion from Dominican amber (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Experientia* **52**: 383–386.
- Prost A. 2010. The African genus *Megistoleon* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae: Myrmeleontinae). In: D. Devetak, S. Lipovšek, A. E. Arnett (eds). *Proceedings of the 10th International Symposium on Neuropterology (22–25 June 2008, Piran, Slovenia)*. Maribor, Slovenia: University of Maribor, p. 267–268.
- Rambur J. P. 1842. *Histoire naturelle des insectes, névroptères*. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret, 534 p.
- Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds). 2002. *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, 544 p.
- Scotese C. R. [Интернет-документ] 2016. PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates. [URL: <https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/>] Дата обращения: 29.05.2020

- Sélyis-Longchamps M. E. de. 1862. Névroptères. In: L. Maillard (ed.). Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon). Plates. Volume pagination irregular. Neuropterida parts: (1) «Annexe K. Névroptères». Paris, p. K32–K35.
- Stange L. A. 1976. Clasificación y catalogo mundial de la tribu Dendroleontini con la redescrpcion del genero *Voltor* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Zoologica Lilloana* **31**: 261–320.
- Stange L. A. 2004. A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* **74**: iv+ 1–565.
- Stange L. A., Miller R. B. 1985. A generic review of the Acanthacisinae antlions based on larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi* **1**: 29–42.
- Tillyard R. J. 1916. Studies in Australian Neuroptera. No. ii. Descriptions of new genera and species of the families Osmylidae, Myrmeleontidae, and Ascalaphidae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **41**: 41–70.
- Tillyard R. J. 1918. Mesozoic insects of Queensland. No. 3. Odonata and Protodonata [and postscripts]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **43**: 417–436.
- Udvardy M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the World. IUCN Occasional Paper no. 18. Morges, Switzerland: IUCN, p. 1–48.
- Walker F. 1853. List of the specimens of neuropterous insects in the collection of the British Museum. Part II. – (Sialides – Nemopterides). London: British Museum (Natural History), p. 193–476.
- Weele H. W., van der. 1907a. Collections recueillies par M. Maurice de Rothschild dans l'Afrique Orientale Anglaise. Insectes: Névroptères nouveaux. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* **13**: 256–258.
- Weele H. W., van der. 1907b. Les Myrméléonides de Madagascar. *Bulletin Scientifique [or Biologique] de la France et de la Belgique* **41**: 249–278.
- Weele H. W., van der. 1908. Notizen über Gerstaecker's Myrmeleonen. *Notes from the Leyden Museum* **30**: 57–62.
- Weele H. W., van der. 1909. Mecoptera and Planipennia of Insulinde. *Notes from the Leyden Museum* **31**: 1–100.
- Whittington A. E. 2002. Resources in Scottish neuropterology. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **48** (2): 371–387.

A REVIEW OF THE ANTLION FAUNA (NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE)  
OF MADAGASCAR AND AND ANALYSIS OF ITS GENESIS BASED  
ON THE COLLECTION OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE  
RAS, ST. PETERSBURG

V. A. Krivokhatsky

*Key words*: antlions, faunistics, zoogeography, collections, Madagascar.

SUMMARY

Based on the ZIN collection (17 species) and published data, the fauna of antlions of Madagascar is described and its origin is analysed.

The insignificant, most ancient part of the island's modern fauna originates from the Gondwana fauna and represents Madagascar as a fragment of the Gondwana and its Cretaceous refugium. Other species or their ancestors crossed water barriers through air or water; the “feng-shui” process of colonization of the island with monsoons and tsunamis still continues now.

Most species of the genera *Centroclisis* Navás, 1909, *Cymothales* Gerstaecker, 1894, *Neuroleon* Navás, 1909, *Creoleon* Tillyard, 1918, *Myrmeleon* Linnaeus, 1767, and *Cueta* Navás, 1911 recorded from Madagascar are common with the African continent, mainly with East Africa. The ancient and modern repeated penetration of African species on the island sometimes led to the isolation of taxa with subsequent speciation. The Neogene penetration of a single ancestor of the *Palpares insularis-tristis* group from Africa with further speciation of the island's endemics *Palpares insularis* McLachlan, 1894 and *P. amitinus* Kolbe, 1906 is speculated. Apparently, other endemic species of the genus *Palpares* and representatives of the *Centroclisis maillardi* (McLachlan, 1873) group, including several similar species, have separated from the pan-African *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842). The monotypic genus *Neguitus* Navás, 1912, close to *Neuroleon*, with the autochthonous species *Neguitus calcaratus*

Navás, which arose probably in the Oligocene–Holocene on the island and later penetrated on the continent with storms, also belongs to the modern subendemics of the island.

Gigantism of the largest representatives of the endemic Gondwanan fauna, *Macroleon validus* (McLachlan, 1894), *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b, and *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906), as a part of the endemic subgenus *Palparellus* (*Palpagretus* subgen. n.) with more ancient, Cretaceous–Paleocene, Gondwanan origin is considered a plesiomorphic feature. Gondwanan origin is also assumed for the monotypic tribe Voltorini with the only genus *Voltor* Navás. The endemic monotypic genus *Lybekius* Navás probably has originated from the ancestral lineage of the tribe Pseudoformicaleontini on Eastern Gondwana.

Oriental ties of the Madagascar endemics are less obvious, but the origin of the endemic genera *Madagascarleon* Fraser, 1951 and *Doblina* Navás, 1927 is associated with the breakup of the Eastern Gondwana and Indigascar plates in the Cretaceous. The Madagascar endemic *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955) and the Indonesian *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888) are supposed to have descended from the Oriental ancestor of numerous species on Eastern Gondwana prior to the separation of Indigascar from the latter. The endemic *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) also has Australo-Oriental connections.

The monotypical subgenus *Palpagretus* Krivokhatsky, **subgen. n.** is erected in *Palparellus* for *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906). A new synonymy is established: *Syngenes maritimus* (Needham) = *S. dolichocercus* Navás, 1914. Two colour morphs are distinguished: *Syngenes maritimus* morpha *typica* with melanized spots on the *CuA*-anastomoses on the fore-wings, and *S. maritimus* morpha *dolichocercus* Navás without spots. New combinations *Centroclisis rixosa* (Navás, 1912), **comb. n.** (ex *Sogra*) and *Macroleon madagascariensis* (Weele, 1908), **comb. n.** (ex *Formicaleo*) are formed.